# Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie und Histologie des Nervensystems der Plathelminthen.

Von

#### Dr. Arnold Lang.

IV. Das Nervensystem der Tricladen.

Mit Tafel V u. VI.

#### A. Das Nervensystem der Süfswassertrichaden.

Noch bis in die jüngste Zeit hinein wurde die Existenz eines localisirten Nervensystems bei den Süßwassertricladen geleugnet, so von MINOT in seinen 1877 erschienenen »Studien an Turbellarien« und von Paul Hallez 1879 in seinem Werke »Contributions à l'histoire naturelle des Turbellariés«. Kurz vor der Publication des letzteren Werkes aber war es Graff gelungen bei Planaria Limuli die Existenz eines solchen nachzuweisen. In einer äußerst wichtigen Mittheilung 1 beschreibt er dasselbe folgendermaßen: »Das zweilappige Gehirn trägt jederseits auf einer birnförmigen Auschwellung ein Auge und versieht das Vorderende mit 5 Paar Nerven. Das Auge ist aus einem schwarzen Pigmentbecher und einer Linse zusammengesetzt, welche, wie ich gegen MINOT besonders bemerke, nicht nur bei Pl. Limuli, sondern bei allen Süßwasserplanarien und allen von mir darauf untersuchten Rhabdocoelen aus mehreren Zellen besteht. Die Längsnervenstämme sind bei dieser Art sehr kräftig entwickelt und vereinigen sich am Hinterende, oberhalb des Saugnapfes, in ihrer ganzen Stärke. Von dieser Vereinigungsstelle gehen dann zahlreiche feine Nervenästehen in den Saug-

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup> Ludwig Graff, Kurze Mittheilungen über fortgesetzte Turbellarienstudien II. Über Planaria Limuli. Zoologischer Anzeiger 1879.

napf ab. Nach außen entsenden die Längsnervenstämme in ziemlich regelmäßigen Intervallen Seitenäste. Entsprechend der Zahl dieser, finden sich im ganzen Verlaufe der Längsnervenstämme Queranastomosen, welche die beiden Längsnerven so verbinden, dass hier ein vollständiges Strickleiternervensystem zu Stande kommt. Mit Sicherheit habe ich bis jetzt 12 solcher Queranastomosen erkannt, ihre Zahl dürfte aber etwas größer sein.«

Im gleichen Jahre bestätigt Kennel gelegentlich der Untersuchung des Nervensystems der Landplanarien die Existenz eines plattgedrückten verhältnismäßig breiten Gehirns bei Süßwasserplanarien. "Es hat die Gestalt eines breiten, in der Mittellinie gleichfalls etwas eingeschnürten Bandes, von dessen vorderem, hinterem und seitlichem Rande die Nerven austreten." Kennel bestätigt sodann auch die Graff'sche Entdeckung der Quercommissuren zwischen den Längsstämmen und macht außerdem noch auf ein Sinnesorgan aufmerksam, das er bei einem amerikanischen Süßwassertricladen und bei Planaria lugubris entdeckt hat. Es ist eine paarige Hautstelle am Kopfe, die der Stäbchen und des Pigmentes entbehrt und mit dem Gehirn durch einen dicht von Ganglienzellen umlagerten Nerven in Verbindung steht.

Kürzlich haben auch die Brüder Hertwig<sup>1</sup>, denen diese Beobachtungen entgangen zu sein scheinen, das Nervensystem der Süßwassertricladen untersucht, um ihre morphologische Auffassung des Plathelminthenkörpers daran zu prüfen. Auch sie constatiren die Anwesenheit eines Nervensystems, freilich eines unvollkommen localisirten. »Der als Centralorgan zu deutende Theil des Nervensystems« besteht »aus einer Anhäufung einer feinfaserigen, körnigen Masse, welche von der Umgebung nicht scharf abgegrenzt ist« und in »dorsoventraler Richtung von zahlreichen Zügen von Muskelfasern durchsetzt wird«. Auf einem Querschnitt ist der Centraltheil oval, »in der Mitte am breitesten verschmälert er sich beiderseits, so dass es unmöglich ist ein linkes und rechtes Ganglion und eine beide verbindende Commissur zu unterscheiden«. »Von dem beschriebenen Centralorgan aus steigen zwei Nervi optici in einem nach außen convexen Bogen aufwärts zu den Augen; vier feine Nervenästchen verlaufen nach vorn und zwei sehr starke Stämme nach hinten; letztere sind auf Querschnitten häufig in zwei oder drei Bündel getheilt, indem sie ebenfalls von anderweitigen Gewebselementen durchsetzt werden. In ihrer feineren Structur verhalten sich

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup> O. und R. Hertwig, Die Coelomtheorie, Versuch einer Erklärung des mittleren Keimblattes. Jena 1881.

alle Theile des Nervensystems, periphere wie centrale, ganz gleich. Sie sind ein Geflecht feinster Fäserchen untermischt mit spärlichen biund tripolaren Zellen; außerdem sind die einzelnen Stränge auf ihrer Oberfläche mit einer Lage von Zellen bedeckt, deren Natur wir nicht näher untersucht haben, welche aber wol Ganglienzellen sind, da sonst das Nervensystem außerordentlich arm an Nervenzellen sein müsste.«

Die Existenz von Quercommissuren halten die Brüder Hertwig für möglich, sie machen aber keine näheren Angaben. — Über das Auge der Süßwassertricladen liegt außer den schon citirten Angaben GRAFF's noch eine Mittheilung von R. HERTWIG 1 vor. Nach diesem Forscher kann man zunächst am Auge zwei Theile unterscheiden, einen schwarzen pigmentirten und einen hellen farblosen, die Retina. »Ersterer liegt nach der Achse des Thieres zu, letzterer dagegen dicht unter dem Epithel, von welchem er nur durch die derbe Basalmembran getrennt wird.« Der pigmentirte Theil des Auges besteht aus einem völlig durchsichtigen Glaskörper und einer diesen umhüllenden Schicht von Pigmentzellen, welche nur gegen die Retina zu an einer kreisrunden Stelle unterbrochen ist. Der Glaskörper besteht aus drehrunden, an der dem Pigmente zugekehrten Seite trompetenförmig verbreiterten Fasern mit Kernen in der Verbreiterung.

Die Retina wird von Sehzellen gebildet, welche sich auf der einen Seite in einen stäbchenartigen Fortsatz, auf der anderen Seite in die Fasern des von außen an das Auge herantretenden Sehnerven fortsetzen.

Meine eigenen Untersuchungen über das Nervensystem der Süßwassertricladen, welche ich hauptsächlich an einer Form, die hier im Sebeto gemein ist und die ich für Planaria torva halten muss, angestellt habe, lieferten Resultate, die, was die Anatomie anbetrifft, im Wesentlichen mit den Beobachtungen von Graff und Kennel, was die Histologie anlangt, mit denen der Brüder Hertwig übereinstimmen. Die schönsten Bilder habe ich auf horizontalen Längsschnitten durch die flach ausgestreckt conservirten Thiere erhalten. Sie lehren uns Folgendes.

Der dem Gehirn der übrigen Plathelminthen entsprechende Theil des Nervensystems von Planaria torva wird dadurch gebildet, dass die äußerst kräftigen Längsnerven vorn im Kopftheile convergiren, keulenförmig anschwellen und schließlich vermittelst einer kurzen aber breiten Quercommissur mit einander in Verbindung treten. Diese Commissur,

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup> R. Hertwig, Das Auge der Planarien. Sitzungsber. d. Jenaischen Gesellschaft f. Med. u. Nat. 1880.

die auf allen meinen Präparaten leicht zu sehen ist, ist nicht länger als breit, ihre Länge aber ist geringer als die Breite der die seitlichen Partien des Gehirns bildenden verdickten Seitennerven. Ich gebrauche letztere Ausdrucksweise absichtlich, denn es ist absolut unmöglich zu sagen, wo die seitlichen Theile des Gehirns aufhören und die Längsstämme anfangen.

Die Verdickung dieser letzteren (Tafel V Fig. 12, 13 u. 14 ln) ist eine ganz allmähliche, von hinten nach vorn fortschreitende. Ihren Höhepunkt erreicht sie in der Gegend der Quercommissur des Gehirns (g). Unmittelbar vor dieser verjüngen sich die Längsstämme plötzlich, indem sie sich als schwach entwickelte vordere Längsnerven nach vorn fortsetzen. Ich habe diese vorderen Längsnerven (vln) in vielen Fällen nicht einmal deutlich unterscheiden können.

Nach vorn und außen gehen vom Gehirn zahlreiche Nerven ab. Ihre Anordnung erläutern die Abbildungen. Ihre Zahl kann ich nicht bestimmen, da man bei den zu hinterst abgehenden immer im Zweifel ist, ob sie zum Gehirn oder zu den Längsstämmen gehören. Von den oberen und seitlichen Partien entspringt jederseits der kräftige Augennerv. der sich nach vorn, oben und außen zu dem Auge begiebt.

Schon bei schwacher Vergrößerung erkennt man im Gehirn und in den Seitennerven auf horizontalen Längsschnitten die Substanzinseln, welche von den Brüdern Hertwig beschrieben wurden. Es sind zahlreiche, inselartig zwischen den Faserzügen liegende Stellen, welche viel stärker als die Nervenfasern sich färbend, dem um das Gehirn herum liegenden Gewebe gleichen. Bei einiger Aufmerksamkeit erkennt man, dass diese Substanzinseln (s. Fig. 12-14 Taf. V si) nicht unregelmäßig zerstreut angeordnet sind, sondern dass ihre Lage durch die aus dem Gehirn und den Seitenstämmen austretenden Nerven bestimmt wird, so nämlich, dass sie in den Intervallen zwischen zwei austretenden Nerven liegen. Die Menge dieser Substanzinseln ist je nach dem Alter der Thiere eine sehr verschiedene. Auf ganz jungen Exemplaren finden sich in den Längsstämmen gar keine. im Gehirn jederseits nur eine (Fig. 9), so dass hier das Gehirn große Ähnlichkeit mit dem von Gunda segmentata bekommt. Bei alten Thieren sind, wie gesagt, deren viele vorhanden, so dass z. B. die Längsnerven in den Intervallen zwischen zwei austretenden Nervenpaaren durch zwei bis drei schmale einander parallele Inseln in drei oder vier Arme getheilt werden, die sich jedes Mal an den Ursprungsstellen der Seitenäste und Quercommissuren wieder vereinigen. Bei einem und demselben Thiere ist die Zahl der neben einander liegenden Inseln in den Längsstämmen in mehreren auf einander folgenden Intervallen gewöhnlich die nämliche; gegen das hintere Körperende zu werden die Seitennerven jedoch stets einheitlicher.

Wie schon erwähnt, sind sie außerordentlich kräftig, hauptsächlich gegen das Gehirn zu. Hinter dem Rüssel convergiren sie und gehen schließlich höchst wahrscheinlich hinter der Genitalöffnung in einander über. Ich habe aber dies Verhalten nie auf einem einzigen Schnitte beobachten können, sondern vielmehr aus auf einander folgenden Schnitten erschlossen.

Die Längsstämme sind an ihrer Ventralseite mit einander in ziemlich regelmäßigen Abständen durch feine Quercommissuren verbunden. Einige dieser Commissuren verlaufen direct auf dem kürzesten Wege von einem Stamme zum anderen, einige theilen sich, indem sie zugleich sich zuweilen mit den nächstvorderen oder nächsthinteren durch Anastomosen verbinden. Im Ganzen ist eine gewisse Regelmäßigkeit, hauptsächlich in den vorderen Körperpartien nicht zu verkennen. Nach außen geben sie, ebenfalls in ziemlich regelmäßigen Abständen, Seitenäste ab, die gewöhnlich den Quercommissuren entsprechen. Alle diese Seitenzweige verästeln sich dichotomisch, jedoch nicht reichlich; peripherisch trifft man wol auch hier und da Anastomosen an. Mitunter gehen von der der Ansatzstelle einer Quercommissur gegenüber liegenden Stelle anstatt eines zwei Nerven ab. Mitunter auch entspringt von einem Längsnerv ein Seitenzweig, dem innen keine Quercommissur entspricht. Besser als eine Beschreibung indessen veranschaulichen das Verhalten der Längsstämme und der von ihnen abgehenden Nerven die Figuren 7 und 8, Tafel V, die sich genau an die Präparate halten.

Meist sind die Längsnerven da, wo die Commissuren und Seitenäste sich inseriren, etwas verdickt, indem letztere mit etwas verbreiterter Wurzel aus ersteren entspringen.

Bei jungen Exemplaren von Planaria torva zeigt sich in der Anordnung der Commissuren und der seitlich von den Längsstämmen abgehenden Nerven entschieden eine viel größere Regelmäßigkeit als bei alten. Auffallend ist auch, wie wenig sich die Seitenzweige bei solchen jungen Thieren verästeln.

Im Ganzen entspricht bei diesem Thier die Zahl der Quercommissuren des Nervensystems der Zahl der rechts oder links von den drei primären Darmästen abgehenden secundären; ein Verhalten, das an jungen Thieren, wo die secundären Darmäste noch wenig verästelt sind, deutlicher als bei alten sich zu erkennen giebt.

Der inneren Längsmuskulatur nach innen dicht anliegend, habe ich oft einen unregelmäßigen Plexus feiner Nerven wahrgenommen

(Figur 14 Taf. V), der mit dem der Hautmuskulatur der Polycladen anliegenden große Ähnlichkeit hat.

Der Rüssel wird innervirt durch zwei Nerven, die sich unweit vor seiner Basis von den Längsstämmen nach hinten abzweigen. Die zwei Rüsselnerven bilden höchst wahrscheinlich im Rüssel einen Plexus, ähnlich dem der ventralen Längsmuskelschicht dicht aufliegenden. Man trifft wenigstens auf Quer- und Längsschnitten durch dieses Organ innerhalb der Schicht von Drüsenausführgängen zahlreiche quer-, schiefund längsdurchschnittene Nerven, die im hinteren Theile des Rüssels durch eine ziemlich auffallende ringförmige Commissur verbunden sind.

Die histologische Beschaffenheit des Nervensystems ist bei keinem von mir untersuchten Plathelminthen schwieriger zu ergründen. Die Zellen, welche den Fasermassen des Gehirns äußerlich anliegen, zeigen große Ähnlichkeit mit vielen Zellen des umliegenden Parenchyms. Ihre Kerne unterscheiden sich ebenfalls sehr wenig von denen der letzteren. Dass aber die Schicht von Zellen, in die die Faserstränge des Gehirns eingebettet sind, wirklich Ganglienzellen sind, konnte ich indessen doch auf einigen besonders gut gelungenen Präparaten mit Sicherheit erkennen, denn ich beobachtete an vielen derselben die Fortsätze. Abgesehen von wenigen multipolaren kommen beinahe ausschließlich bipolare Ganglienzellen vor. Die Größenunterschiede derselben und ihrer Kerne in den verschiedenen Regionen des Gehirns sind äußerst gering. Im Ganzen schien es mir, als ob die vorn und oben an den Austrittsstellen der vorderen Nerven angesammelten kleiner seien und sich als Randbeleg auf diese Nerven in ihrer ganzen Ausdehnung fortsetzen. Auch der kurze Sehnerv trägt einen solchen Beleg von Ganglienzellen.

Auf die Structur der Augen einzugehen, geziemt mir nicht, da ich einerseits oben die genauen Beobachtungen von Richard Hertwig und Graff ausführlich mitgetheilt habe und ich anderseits weiß, dass Carrière schon seit einiger Zeit darauf bezügliche einlässliche Untersuchungen abgeschlossen hat.

In den Längsstämmen kommen, diesen äußerlich angelagert (Fig. 3 Tafel VI), ziemlich viele bipolare Ganglienzellen vor. Tripolare finden sich vereinzelt an den Abgangsstellen von Nerven. Im Inneren der Längsstämme beobachtete ich auch von Zeit zu Zeit kleine Kerne, an die sich vorn und hinten zarte Fortsätze, die in der Richtung der Nerven verlaufen, ansetzen.

Die histologische Untersuchung der Substanzinseln endlich lehrt, dass sie im Gehirn zum Theil aus Ganglienzellen, z. Th. aus dorsoventralen Muskelfasern und Parenchymkernen bestehen. In denjenigen der Längsstämme (siehe Fig. 3 Taf. VI) treten die Ganglienzellen auf Kosten der fremdartigen Elemente, unter denen ich nicht selten Stäbchenbildungszellen fand, zurück.

### B. Das Nervensystem der Landtricladen.

Vom anatomischen Verhalten des Nervensystems der Landtricladen hat uns Moseley in seiner ausgezeichneten Abhandlung (1873) »On the Anatomy and Histology of Landplanarians of Ceylon«, einer Untersuchung, die ich von Tag zu Tag mehr schätzen gelernt habe, eine sehr eingehende Schilderung gegeben; freilich, ohne es selbst zu wissen. Denn das Nervensystem der Landplanarien beschreibt er als »primitive vascular system«, welches seinerseits erst das Nervensystem in seinem Inneren enthalte, eine Behauptung, die er allerdings nicht erhärten kann. Schon im ersten Theil meines »Nervensystems der Plathelminthen« habe ich hervorgehoben, dass Moseley später an dem »primitive vascular system« doch selbst wieder irre wurde und sich mehr und mehr der Wahrheit näherte.

Unabhängig von einander haben erst in neuester Zeit (1879-80) GRAFF, KENNEL, TASCHENBERG und ich selbst den sicheren Nachweis geliefert, dass das »primitive vascular system« Moseley's, die Balkenstränge, spongiösen Stränge, Seitenstränge vieler anderen Autoren nichts weiter als Theile des Nervensystems sind. Die Frage des Nervensystems der Landtricladen im Speciellen hat hauptsächlich Kennel, gestützt auf eigene vortreffliche Untersuchungen, erörtert. Kennel beschreibt das vom Körperparenchym nicht scharf gesonderte Gehirn von Rhynchodemus und Geodesmus als eine rundliche Masse, welche ventral und dorsal durch Körperparenchym so eingeschnürt wird, dass sie aus zwei symmetrischen Hälften zusammengesetzt erscheint. Die die Punktsubstanz des Gehirns umlagernden Zellen hält er mit Recht für Ganglienzellen, obschon ihm der histologische Nachweis nicht gelingt. Er beschreibt eingehend ihre Anordnung. Vom Gehirn gehen nach hinten zwei Längsnerven ab, welche gegen das hintere Körperende dünner werden und ohne sich mit einander zu verbinden aufhören. Wie das Gehirn, so sind auch die Seitennerven nicht sehr scharf vom Körperparenchym abgesetzt, oft dringen einzelne Bindegewebsfasern tief in ihre Substanz ein und durchsetzen sie sogar in verschiedener Richtung.

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup> von Kennel, Die in Deutschland gefundenen Landplanarien Rhynchodemus terrestris O. F. Müller und Geodesmus bilineatus Mecz. (Arb. a. d. zool. zoot. Institute in Würzburg. 1879.)

Die beiden Längsnervenstämme geben zahlreiche Nervenzweige an die Haut und die Organe des Körpers ab. "Ferner stehen bei Rhynehodemus ganz zweifellos, weniger bestimmt bei Geodesmus, obschon sehr wahrscheinlich auch hier, die beiden Längsnerven vom Gehirn an bis zum hinteren Ende durch zahlreiche Commissuren mit einander in Verbindung, die in kurzen, jedoch nicht sehr regelmäßigen Zwischenräumen auf einander folgen. Die Commissuren sind zwischen beiden Nervenstämmen ausgespannte senkrechte Bänder, deren Durchmesser von vorn nach hinten sehr gering ist. Bei Bipalium kann Kennel, eben so wenig als Moseley, solche Commissuren auffinden.

Ich selbst habe einzelne große Exemplare einer Rhynchodemus-Art von den Viti-Inseln, die ich dem Museum Godeffroy in Hamburg verdanke, untersucht. Der Conservationszustand machte zwar eine histologische Untersuchung des Nervensystems unmöglich, um so mehr hatte ich mit der anatomischen Untersuchung Glück, indem wolgelungene Serien von senkrechten und horizontalen Längsschnitten mir recht viele Aufschlüsse verschafften. Die Untersuchungsresultate bestätigen bis auf die Einzelheiten was Moseley über das primitiv vascular system« von Rhynchodemus Thwaitesii aussagte. Auch mit den Angaben Kennel's über das Nervensystem von Rh. terrestris stimmen sie in den wichtigsten Punkten überein, in anderen Punkten weichen sie von ihnen nicht unbedeutend ab. Ich zweifle indessen keinen Augenblick, dass diese Differenzen der Ausdruck eines etwas verschiedenartigen Verhaltens des Nervensystems bei den verschiedenen von uns untersuchten Formen sind.

Die parallel zu einander verlaufenden Längsnerven des von mir untersuchten Rhynchodemus haben die typische Lagerung. Sie sind außerordentlich kräftig und beherrschen vollständig das Aussehen der horizontalen Längsschnitte, die durch ihre Ebene geführt sind (Fig. 10 und 11 Taf. V). Am hinteren Ende konnte ieh eben so wenig wie Moseley und Kennel einen Übergang der beiden Längsnerven auffinden. Aber, was wichtiger ist und mich sehr überraschte, am vorderen Ende ist keine Spur einer besonderen Gehirncommissur zu entdecken! Dies kann ich mit der größten Bestimmtheit behaupten.

Die Längsstämme sind mit einander durch äußerst zahlreiche, dicht gedrängte, feine, aber sehr deutliche Commissuren verbunden (Fig. 10 und 11 Taf. V). Diese Commissuren verlaufen in verschiedener Richtung. Die meisten sind senkrecht abgehende Quercommissuren. Andere aber verlaufen schief von vorn links nach rechts hinten in der in den Abbildungen veranschaulichten Weise. So entsteht ein zierliches dichtes Ge-

flecht (kein Netzwerk) von Verbindungsnerven zwischen den Längsstämmen. Die Zahl der Commissuren sicher zu bestimmen ist wol kaum möglich; sie folgen im Allgemeinen so dicht auf einander wie die Darmäste, wie die Hodenreihen. Nach außen geben die Seitennerven in ziemlich regelmäßigen Abständen Nerven ab, die die Septen an ihrer Ventralseite durchlaufen und sich bis an den Körperrand unter die innere Längsmuskelschicht verfolgen lassen, wo zahlreiche Nervendurchschnitte (Fig. 11 Taf. V), wie wir unten sehen werden, die Existenz eines Nervenplexus verrathen. Die nach außen abgehenden Nerven stehen alle mehr oder weniger senkrecht zu den Längsnerven, sind unter einander parallel und in geringerer Anzahl als die Quercommissuren vorhanden.

Doch richten wir unsere Aufmerksamkeit nunmehr auf das Verhalten der Längsstämme im vorderen Körpertheil, da wo bei den anderen Plathelminthen die durch eine ansehnliche Querbrücke verbundenen Anschwellungen der Längsnerven das Gehirn bilden. Wie schon gesagt, gehen die Längsnerven bei unserem Rhynchodemus hier durch keine besondere Gehirncommissur in einander über. Wol aber nähern sie sich, in dem Maße als das Körperende sich nach vorn verjüngt, von jeder Seite her der Mittellinie, indem sie allmählich etwas anschwellen. In der Gegend der Augen werden sie allmählich wieder dünner bis sie am vordersten Körperende unter den Muskelschichten endigen. Wie im übrigen Körper, so sind auch im vordersten Körpertheil die verdickten Längsnerven durch ein Geflecht von Quercommissuren verbunden, das sich von dem weiter hinten gelegenen nur dadurch unterscheidet, dass die dasselbe bildenden Nerven noch dichter und gedrängter verlaufen (Fig. 11 Taf. V). Es tritt keine der Commissuren kräftiger als eine andere hervor. Die nach außen abgehenden Nerven verhalten sich wie im übrigen Körper. Vor den zwei Augen wird das Geflecht der Quercommissuren, das sich bis an das vorderste Körperende fortsetzt, allmählich wieder lockerer.

Aus dem Gesagten geht nun mit völliger Klarheit hervor, dass bei unserem Rhynchodemus das Gehirn, wenn man hier überhaupt noch von einem solchen sprechen kann, gebildet wird durch den unmöglich irgend wie scharf zu umschreibenden Bezirk, in welchem hinter den Augen die Längsnerven etwas anschwellen, etwas convergiren und durch ein dichteres Geflecht von Commissuren verbunden sind. Das Gehirn ist weiter nichts als ein kräftiger entwickelter Theil der Längsstämme mit ihren Commissuren. Dadurch ist die Angabe Moseley's, dass bei Rh. Thwaitesii jeder Längsstamm vorn für sich endige, in der schönsten Weise erklärt.

Die Untersuchung auf verticalen Längsschnitten bestätigt in jedem einzelnen Punkte obige Beschreibung. Sie lehrt aber noch Vieles, was auf horizontalen Flächenschnitten schwer zu erkennen ist. Von den Längsnerven nämlich und den aus ihnen entspringenden Commissuren und äußeren Nerven gehen zahlreiche feine Nerven dorsal- und ventralwärts ab (Fig. 2 Taf. VI). Die ventralen erreichen nach sehr kurzem Verlaufe die innere Längsmuskulatur, der nach innen zahlreiche Durchschnitte von Nervengewebe innig anliegen (vmpl). Die dorsalen dringen in die zwischen den Darmästen gelegenen Septen ein, wo sie sich dem Auge auf einige Zeit entziehen, dann aber auf der Dorsalseite der Septen wieder deutlich werden und sich bis auf die Innenseite der dorsalen Längsmuskulatur (dmpl) verfolgen lassen, wo wir wieder die nämliche, allerdings schwächer entwickelte Lage von Nervendurchschnitten antreffen. Durchaus keine Ausnahme von diesem Verhalten macht die Gehirngegend, nur dass hier diese dorsalen und ventralen Nervenäste ebenfalls zahlreicher entwickelt sind. In der Gegend der Augen treten drei bis vier dorsale Zweige an das Auge heran und bilden um dasselbe herum eine Ansammlung von Nervensubstanz, die ich bei dem Conservationszustand der Thiere nicht weiter zu analysiren vermochte. In Fig. 5 Taf. VI gebe ich, ohne weitere Bemerkungen daran zu knüpfen, die Abbildung eines Auges unseres Rhynchodemus, so wie es sich auf einem verticalen Längsschnitt präsentirt.

Auch über das feinere Verhalten der Längsstämme und ihrer Quercommissuren konnte ich Einiges ermitteln. Die Quercommissuren sind auf ihrem Querschnitt nicht rund sondern oval, keilförmig, oft sogar recht schmal. Die schmale Seite kehren sie nach oben und unten, die breite nach vorn und hinten. Sie sind indess nie so hoch, wie die Längsstämme selbst, inseriren sich also nicht in der ganzen Höhe der letzteren. Sie liegen auch nicht in einer horizontalen Ebene, sondern es liegen vielmehr immer mehrere zerstreut über einander, so dass man auf 3-4 horizontalen Längsschnitten Commissuren und zwar immer wieder neue sieht. Die Längsstämme selbst sind nicht einheitlich, sondern durch stärker sich färbende longitudinale Streifen oder Bänder in neben einander liegende Felder eingetheilt, welche selbst wieder in hinter einander liegende Querreihen sich anordnen (Taf. V Fig. 10 u. 11). Die sich dunkler färbenden Stellen zwischen den Feldern sind Substanzinseln, in denen dorso-ventrale Muskelfasern verlaufen. Die zwischen den Substanzinseln liegenden Felder von Nervensubstanz sind, das tritt hier mit völliger Klarheit hervor, weiter nichts als Verbindungsbrücken zwischen den austretenden Nerven einerseits, zwischen diesen und den Fasern der Längsnerven selbst andererseits. Dies ist so wahr, dass man auf guten Präparaten durch das bloße Studium der isolirten Längsstämme die Häufigkeit und Verlaufsrichtung der aus ihnen heraustretenden Nerven im Wesentlichen errathen könnte. Man vergleiche z. B. die Zahl und Anordnung der Substanzinseln in den Längsstämmen mit der Zahl und Anordnung der aus letzteren heraustretenden Nerven bei Planaria torva einerseits und bei Rhynchodemus andererseits und man wird sich leicht und vollständig von der Richtigkeit meiner Aussage überzeugen.

Werfen wir nun noch einen Blick auf jene Nervendurchschnitte, die wir auf senkrechten Längsschnitten der Längsmuskulatur innen aufliegend antrafen. Auf horizontalen Längsschnitten (Fig. 1 Taf. VI), welche die Längsmuskellage in ihrer Ebene streifen, erkennt man, dass sie die Durchschnitte eines feinen dieser Muskelschicht eng anliegenden Nervenplexus sind. Dieser Plexus ist nicht unregelmäßig. Die zahlreichen, meist viereckigen Substanzinseln, die die Lücken der Maschen bilden, sind vielmehr deutlich in Längs- und in Querreihen angeordnet, so dass die Verlaufsrichtung der zwischen den Substanzinseln liegenden Fasern des Plexus eine vorwiegend longitudinale und transversale ist. Hierin giebt sich eine auffallende Übereinstimmung mit der Verlaufsrichtung der Muskelfasern unter der Haut zu erkennen.

Die ganze Anordnung des Nervensystéms im Körpre unseres Rhynchodemus entspricht in allen Einzelheiten so sehr der ganzen übrigen Organisation des Thieres, dass, hätte man das Gerüst der Nerven isolirt vor sich, daraus die gesammte übrige Organisation mit ziemlicher Genauigkeit abgeleitet werden könnte.

Über die Innervation des Rüssels und des Penis, die uns durch Moseley's Schilderung des Verlaufes der Zweige des »primitive watervascular system« bekannt geworden ist, gehe ich stillschweigend hinweg, da die mir zu Gebote stehende Anzahl von Rhynchodemus-Exemplaren keine genauere Untersuchung ermöglichte.

Ich kann an dieser Stelle nicht unterlassen, die Darstellung, die Moseley vom »primitive water-vascular system« eines anderen höchst interessanten Landtricladen, des Bipalium, gegeben hat, in eine Beschreibung des Nervensystems dieses Thieres umzuwandeln. Die Längsstämme findet Moseley (und Kennel bestätigt es) durch keine Quercommissuren verbunden. Im eigenthümlich schaufelförmig verbreiterten Vorderende des Körpers, der nach Moseley und Humbert als Tastorgan benutzt wird, vereinigen sich die beiden Längsstämme in einer mächtigen, ventral gelegenen Masse von Fasersubstanz, die sich beinahe

über den ganzen schaufelförmigen Kopftheil erstreckt, von dessen Rande jedoch durch eine Zone anderen Gewebes getrennt ist. Diese Masse, welche den Umrissen des Kopftheils folgt und durch eine hintere mediane Einschnürung zwischen den Längsstämmen so in zwei Hälften getheilt ist, dass jede Hälfte die Form eines gestielten Fächers erlangt, ist nichts Anderes als das Gehirn. Es ist auch hier von vielen Substanzinseln durchbrochen, die so in Längsreihen angeordnet sind, dass sie in jeder Gehirnhälfte beinahe fächerförmig nach vorn und außen ausstrahlen. Zwischen den primären Reihen von Substanzinseln schieben sich gegen die Peripherie des halbmondförmigen Kopfes hie und da secundare ein, was einer dichotomischen Theilung der Faserzüge zwischen den Substanzinseln entspricht. Interessant werden nun aber die Beziehungen des Gehirns zu besonderen Sinnesorganen, die Moseley als »ciliated sacs« bezeichnet. Es kommen nämlich im Kopftheile von Bipalium außer den an seiner ganzen Rückseite zerstreuten, zahllosen Augen am vorderen Rande noch flaschenförmige Einstülpungen des Epithels in das darunter gelegene Parenchym vor, welche dem Vorderrande des Kopftheils parallel im Halbkreise, zwischen besonderen Papillen liegend, angeordnet sind. Der Bauch des flaschenförmigen Organes trägt nach Moseley einen Besatz mit Cilien, die in das Lumen der Höhle vorspringen. Ich vermuthe, dass diese Cilien wirkliche Sinneshaare sind. Da Moseley sie nur an conservirtem Material untersucht hat, so ist eine solche Vermuthung wol erlaubt. Bestätigt sie sich, so haben wir hier Organe vor uns, die mit den becherförmigen Organen der Hirudineen und Anneliden in allen wesentlichen Punkten übereinstimmen; denn Moseley hat nachgewiesen, dass von dem Boden eines jeden der »ciliated sacs« ein Nerv entspringt und die Zone fremden Gewebes, welche das Gehirn vom Körperrande trennt, durchsetzt, um ins Gehirn selbst einzutreten.

### C. Das Nervensystem der Meerestricladen.

Als Prof. Mecznikov mir vor anderthalb Jahren die interessante Gunda segmentata, deren gesammte Organisation ich gleichzeitig in einer anderen Abhandlung eingehend beschreibe, aus Messina mitbrachte, machte er mich auf die hohe Entwickelung des Nervensystems bei dieser Form aufmerksam und sprach die Überzeugung aus, dass sich hier wol verhältnismäßig leicht neues Material zur Kenntnis des Nervensystems der monogonoporen Dendrocoelen gewinnen lasse. Und in der That, die genaue Untersuchung ergab Resultate, die alle Er-

wartungen weit übertrafen. — Gunda segmentata gehört in die Gruppe der marinen Tricladen, jener Formen, die uns vornehmlich durch Oscar Schmidt 1 bekannt geworden sind. Obsehon nun dieser Forscher uns viele wichtige Aufschlüsse über die Organisation der von ihm beschriebenen marinen Tricladen gegeben hat, so erlaubten ihm doch die damaligen technischen Hilfsmittel nicht, ganz genaue Auskunft über den feineren Bau vieler Organe, besonders des Nervensystems zu geben. Eine erneute Untersuchung war also um so wünschenswerther, als in neuester Zeit Graff und Kennel durch die Entdeckung eines Strickleiternervensystems bei Süßwasser- und Landtricladen die Frage nach dem feineren Verhalten des Nervensystems in der Ordnung der Tricladen überhaupt zu einer brennenden gemacht hatten. Wenn nun schon bei den Süßwasser- und Landtrieladen, deren übrige Organisation, wenigstens bei den ersteren, wol kaum segmentirt genannt werden kann, im Nervensystem eine Gliederung auftritt, so muss, so dachte ich mir, diese Gliederung noch viel deutlicher ausgeprägt sein bei den marinen Tricladen, bei denen eine solche nach den Abbildungen Oscar Schmidt's auch in der Anordnung anderer Organe, besonders der Hoden und Darmäste zu erkennen ist. Es waren also, wie gesagt, wichtige Aufschlüsse zu erwarten.

Die Litteraturübersicht wird uns dies Mal leicht. CLAPARÈDE spricht beiläufig vom Gehirn der Planaria dioica. OSCAR SCHMIDT sagt über das Nervensystem von Gunda lobata: »Das Gehirn und die zahlreichen davon entspringenden Nerven treten sehr klar hervor. Die beiden seitlichen Abtheilungen zeigen vorn mehr oder weniger tiefe Ausrandungen, worin die Augen zu liegen kommen.«

Bei unserer Gunda segmentata lässt schon die Beobachtung am lebenden Thier den hohen Grad der Ausbildung des Nervensystems erkennen. Am vorderen Körperende zwischen dem vordersten und dem zweitvordersten Paar der seitlichen Darmäste beobachtet man jederseits bei durchfallendem Lichte eine helle birnförmige Masse von ansehnlichem Umfang. Die Masse ist von der Umgebung nicht scharf abgegrenzt. Der dem Stiel einer Birne vergleichbare Theil ist nach hinten gerichtet. Mit der der anderen Seite ist sie durch eine ziemlich breite, unter dem medianen Darmast verlaufende Brücke gleichartiger Substanz verbunden. Bei auffallendem Lichte erscheint sie als dunkle, bei durchfallendem Lichte, wie schon gesagt, als helle Stelle, woraus

OSCAR SCHMIDT, Untersuchungen über Turbellarien von Corfu und Cephalonia. Nebst Nachträgen zu früheren Arbeiten. (Zeitschr. f. w. Z. Bd. XI. 1861.)

Mittheilungen a. d. Zoolog. Station zu Neapel. Bd. III.

hervorgeht, dass sie einen bedeutenden Durchsichtigkeitsgrad besitzt. Diese zwei seitlichen Massen mit ihrer Verbindungsbrücke sind nichts Anderes als das Gehirn, dessen kräftige Entwicklung die Anordnung der Seitenäste des Darmes so beeinflusst, dass der Abstand des vordersten Paares vom zweitvordersten stets ungefähr um das Doppelte größer ist, als der zwischen den einzelnen übrigen Paaren. Die dem Stiele einer Birne verglichene Verlängerung auf jeder Seite ist der kräftige Längsnerv, der sich schon am lebenden Thiere mit Leichtigkeit bis weit nach hinten verfolgen lässt. Der eine ist vom anderen in seinem ganzen Verlaufe ungefähr so weit entfernt, als vom seitlichen Körperrande und da der Körper der Gunda in der Gegend des Rüssels nur wenig breiter ist als hinten und vorn, so weichen die Längsnerven nach hinten nur wenig aus einander, verlaufen vielmehr beinahe parallel zu einander.

Die Längsnerven sind nicht die einzigen, die man am lebenden Thiere aus dem Gehirn heraustreten sieht. Man erkennt vielmehr meist recht deutlich noch zwei andere Paare, erstens, zwei Nerven, die gleichsam als vordere Fortsetzung der Längsnerven direct nach vorn vom Gehirn verlaufen und außerdem noch jederseits einen schief nach vorn, außen und oben gerichteten kräftigen Nerven, der mehr wie ein Fortsatz des Gehirns selbst aussieht und an dessen freiem Ende der schwarze Pigmentbecher des Auges der betreffenden Seite liegt.

So viel kann man ungefähr am lebenden Thiere über das Nervensystem ermitteln. Weit mehr Aufschluss giebt jedoch die Untersuchung auf Schnitten, und ganz besonders lehrreich sind auch hier wieder Serien von horizontalen Längsschnitten durch das flach ausgestreckte Thier. In Fig. 1-6 Tafel V habe ich eine solche Serie abgebildet. Auf Fig. 1-3 sind die ganzen Schnitte dargestellt, auf Fig. 4, 5 und 6 nur die Gegend des Gehirns. Auch bei diesen Abbildungen wurden die Umrisse und der Verlauf der Nerven mit dem Zeichenprisma gewonnen; zugleich habe ich mich bemüht, das Bild, das die betreffenden Haematoxylinpräparate dem Auge unter schwacher Vergrößerung darbieten, möglichst genau wiederzugeben. Die Schnitte sind nicht ganz vollständig horizontal geführt, es treten desshalb nicht alle Theile des Nervensystems so auf, wie sie auf ganz horizontalen Schnitten sich zeigen müssten, d.h. rechts und links spiegelbildlich gleich. Mit Leichtigkeit corrigirt man jedoch durch Vergleichung der auf einander folgenden Schnitte. Ich bemerke auch hier ausdrücklich, dass ich die durch Untersuchung mehrerer Serien von horizontalen Längsschnitten gewonnenen Resultate zweifach auf ihre Richtigkeit geprüft habe, nämlich durch Vergleichung mehrerer Serien sowol von Quer- als auch von verticalen

Längsschnitten. Dies vorausgeschickt, gehe ich zur ausführlichen Beschreibung des Nervensystems von Gunda segmentata über und beginne mit dem Gehirn.

Das Gehirn ist die räumliche Vereinigung der Commissuren zwischen drei verschiedenen Gruppen von Nerven. Die erste Gruppe wird gebildet durch zwei ganz ventral gelegene, sehr kräftige Längsstämme, die den Seitennerven der übrigen Plathelminthen entsprechen. Zwei ebenfalls ventrale, weniger kräftige, vom Gehirn nach vorn verlaufende Nerven bilden die zweite Gruppe. Eine dritte Gruppe endlich wird ausschließlich von Sinnesnerven und zwar von Tast- und Augennerven gebildet. Die Nerven dieser Gruppe sind alle mehr oder weniger dorsal gelegen und treten in die vorderen, seitlichen und oberen Theile des Gehirns ein.

Zunächst vereinigen sich auf der Ventralseite des Gehirns die vorderen ventralen Längsstämme mit den großen hinteren, indem sie jederseits an der Vereinigungsstelle beträchtlich anschwellen. Ein horizontaler Flächenschnitt durch diese Gegend (Fig. 2) zeigt uns die zwei Längsstämme der rechten Seite noch völlig getrennt von denen der linken Seite; die vorderen Längsstämme aber erscheinen als directe vordere Fortsetzung der großen hinteren Längsstämme. Eine Spur mehr dorsalwärts verbindet sich sodann die rechte Ganglienanschwellung mit der linken durch eine ansehnliche querverlaufende Fasermasse (Fig. 3 Taf. V). An diese kräftige Quercommissur, die die hinteren und ventralen Theile des Gehirns einnimmt, legt sich vorn und oben eine zweite etwas weniger kräftige Quercommissur so innig an, dass beide zusammen in der Medianlinie des Körpers die einheitliche Faserbrücke bilden, welche die zwei seitlichen Gehirnpartien mit einander verbinden. Die obere und untere Masse von Querfasern sind hier durch keine Substanzinseln, nicht durch dorsoventrale Muskeln, nicht einmal durch Ganglienzellen getrennt. Auf einem in der Medianlinie geführten senkrechten Längsschnitte erscheinen beide zusammen als eine einheitliche, ovale, äußerst feinpunktirte Masse. Und doch kann man die beiden Commissuren aus einander halten, wenn man den Verlauf der Fasern in jeder derselben genauer ins Auge fasst. Im hinteren ventralen Theile (Tafel VI Fig. 6 mc) verläuft die Mehrzahl der Fasern in einem nach oben schwach convexen Bogen, im vorderen und oberen Theile hingegen (Fig. 6 sc) in einem nach unten schwach convexen Bogen. Eine Minderzahl von Fasern verbindet rechts und links die obere Fasermasse mit der unteren in schräg dorsoventraler Richtung. Während die große Mehrzahl der Fasern der unteren Quercommissur in die Längsnerven verläuft, bildet die große Mehrzahl derjenigen der oberen Quercommissur jederseits einen kurzen, seitwärts gerichteten Fortsatz des Gehirns. Die seitlichen Enden (Fig. 6 asc) dieser zwei Fortsätze sind etwas dicker, als die sie verbindende obere Quercommissur, so dass man, eben so wie bei den unteren Theilen des Gehirns, von zwei seitlichen Anschwellungen und einem Verbindungsstrang sprechen kann.

Die obere und vordere Quercommissur nenne ich die sensorielle, weil von ihren beiden seitlichen Verdickungen ausschließlich Sinnesnerven abgehen; die untere und hintere Quercommissur hingegen bezeichne ich als die motorische, da ihre Fasern beinahe ausschließlich die beiden vorderen und die beiden hinteren ventralen Längsstämme verbinden, welche, wie wir sehen werden, nur motorische Elemente enthalten.

Von den seitlichen verdickten Theilen der sensoriellen Commissur gehen nach vorn und außen jederseits vier Nerven ab. Unter diesen zeichnet sich einer durch kräftige Entwickelung aus: der Augennerv (Taf. VI Fig. 6 no). Er entspringt vom äußersten seitlichen Rande der sensoriellen Commissur, so dass er beinahe als deren directe Fortsetzung erscheint. Nach kurzem, etwas nach vorn gerichteten Verlaufe erreicht er das Auge, ein Theil seiner Fasern setzt sich jedoch noch weiter bis an den Körperrand fort. Die übrigen drei Nerven verlaufen vom Vorderrande der seitlichen Theile der sensoriellen Commissur nach vorn. Sie lassen sich (Fig. 4 Taf. V) bis unter das Epithel des vorderen Körperrandes, hauptsächlich seiner seitlichen als Tentakel fungirenden Ecken verfolgen und documentiren sich als Tastnerven. Auf Querschnitten durch das vorderste Körperende findet man ihre Durchschnitte stets oberhalb der vorderen Längsnerven, welch letztere dicht über der Bauchmuskulatur liegen. Während so nach vorn und außen von den Sinnesganglien jederseits vier Nerven abgehen, verläuft von deren äußerem Rande, gerade an der Ursprungsstelle des Nervus opticus, jederseits ein kräftiger Nerv nach hinten (Fig. 6 Taf. VI msc). Er erreicht in einem nach außen convexen Bogen nach hinten, innen und unten verlaufend, bald die seitlichen Theile der motorischen Quercommissur etwas vor der Ursprungsstelle der beiden hinteren Längsnerven. Ich nenne diesen Nerven, dem ich eine große Wichtigkeit beilege, die motorisch sensorielle Commissur, weil er die sensorielle Partie des Gehirns mit der motorischen verbindet. Er ist von den centralen Theilen des Gehirns jederseits durch eine Substanzinsel (si) getrennt.

Fassen wir das Gesagte kurz zusammen. Das Studium des Faserverlaufes in dem äußerlich einheitlich auftretenden Gehirn von Gunda segmentata lässt erkennen, dass dasselbe besteht aus drei Theilen:

- 1) Der motorische Theil. Er wird gebildet durch zwei ventrale Anschwellungen, aus welchen die vorderen und hinteren Längsnerven entspringen und welche durch die motorische Quercommissur verbunden sind.
- 2) Der sensorielle Theil. Er besteht aus zwei mehr dorsalen, vor dem motorischen Theil gelegenen Anschwellungen, aus denen die Sinnesnerven entspringen und die durch die sensorielle Commissur verbunden sind.
- 3) Die motorisch sensorielle Commissur verbindet jederseits die motorische Anschwellung mit der sensoriellen und ist von den übrigen Theilen des Gehirns jederseits durch eine Substanzinsel getrennt.

Dicht über der innig mit einander vereinigten sensoriellen und motorischen Commissur verläuft eine Fortsetzung des medianen vorderen Darmastes.

Auch im histologischen Bau des Gehirns von Gunda segmentata (Taf. VI Fig. 7-11) prägt sich der hohe Grad der Ausbildung aus, durch den sich die marinen Tricladen von den übrigen Formen dieser Ordnung auszeichnen. Auf Schnitten gut conservirter, distinct gefärbter Thiere lässt sich von jeder Zelle im Umkreise der Fasermasse des Gehirns mit Sicherheit sagen, ob sie zum Gehirn gehört oder nicht. Nicht dass man bei allen Zellen die Ausläufer erkennen könnte, das hängt natürlich von der Richtung der Schnitte ab. Der Umstand aber, dass alle Ganglienzellen, deren Ausläufer man auf dem Schnitte verfolgen kann, die nämliche Beschaffenheit haben, lässt mit Sicherheit schließen, dass alle anderen, die dasselbe Aussehen zeigen, auch Ganglienzellen sind, aber nicht in der Richtung ihrer Fortsätze durchschnitten wurden. ihrem Bau stimmen sie mit den von mir beschriebenen Ganglienzellen der Trematoden, Cestoden und Polycladen überein, nur dass sie kleiner sind. Ihr ovaler oder runder großer Kern ist immer scharf umsäumt und enthält mehrere sich dunkel färbende Granulationen im Innern. Unter den größeren Zellen findet man einzelne multipolare, hauptsächlich in den Ecken der Commissuren. Die überwiegende Mehrzahl jedoch sind bipolar und zwar gehen die Fortsätze von zwei entgegengesetzten Punkten der Zelle aus und verlaufen in direct entgegengesetzter Richtung. Oft reducirt sich das Plasma auf einen geringen Wandbeleg. Der Unterschied in der Größe der Ganglienzellen ist bei Gunda segmentata noch lange nicht so groß, wie bei den Polycladen und bei

Tristomum. Die größten Ganglienzellen finden sich an den Ursprungsstellen der Längsnerven (Tafel VI Fig. 12), wo Längsschnitte den Verlauf ihrer Ausläufer sehr schön zeigen. Die dem sensoriellen Theil des Gehirns angelagerten sind relativ kleiner. Die Ganglienzellen finden sich niemals im Innern der Faserzüge, bilden vielmehr einen ansehnlichen äußeren Beleg der Fasermassen, der sich schon bei schwacher Vergrößerung von dem übrigen umgebenden Körpergewebe wie ein Hof ziemlich deutlich abhebt (vgl. Fig. 34 meiner Abhandlung über Gunda segmentata). In Folge dieser Verhältnisse gewinnt das Centralnervensystem von Gunda auf Schnitten eine auffallende Ähnlichkeit mit den Ganglien höherer Thiere, hauptsächlich der Hirudineen, so dass man z. B. einen Querschnitt durch die zwei Wurzeln der Längsstämme (Fig. 11 Taf. VI) ganz gut für einen Querschnitt durch zwei Bauchganglien einer Hirudinee halten könnte.

Die beiden Substanzinseln, welche außen von der motorisch sensoriellen Commissur umfasst werden, bestehen zum großen Theil aus Ganglienzellen, zwischen denen indessen noch Dorsoventralmuskeln und dem Nervensystem fremde Kerne, die wahrscheinlich bindegewebiger Natur sind, eingelagert sind.

Was den feineren Bau der Sinnesnerven anlangt, so habe ich constatiren können, dass sie sich von den motorischen Nerven dadurch unterscheiden, dass sie in ihrem ganzen Verlaufe einen Beleg von Ganglienzellen tragen, die mit denen des sensoriellen Theiles des Nervensystems in ihrer Beschaffenheit übereinstimmen. — Über das Auge von Gunda segmentata bin ich mir nicht ganz klar geworden. Es besteht aus einem Pigmentbecher, dessen Öffnung, wie bei den Polycladen, vielen Tricladen und Tristomum nicht etwa dorsalwärts, sondern vielmehr seitwärts nach außen gerichtet ist. Der Pigmentbecher beherbergt im Innern eine lichtbrechende Substanz. Kerne habe ich in dieser nicht auffinden können, zweifle aber nichtsdestoweniger nicht, dass sie vorhanden sind. Die lichtbrechende Substanz ist durch eine deutliche, scharfe Contour von einer vor der Öffnung des Pigmentbechers liegenden gestreiften Masse gesondert, welche das Aussehen eines Nerven hat und welche wol den von Hertwig bei Pl. torva beschriebenen Sehzellen, der Retinaganglienzelle von Tristomum und dem von mir als Linse bezeichneten Theile des Auges der Polycladen entspricht. Es kommen hier und da Kerne in ihr vor, die das Aussehen von kleinen Ganglienzellkernen haben. Die Masse setzt sich ohne Grenze in den unter dem Auge verlaufenden Sehnerven fort, d. h. mit anderen Worten, der Sehnerv biegt von unten um den Pigmentbecher herum, um vor dessen nach außen gerichteter

Öffnung die eben erwähnte gestreifte Masse zu bilden. Das Auge liegt unter der dorsalen Muskelschicht des Körpers. Der Raum, der dasselbe von dem dorsal darüber gelegenen Bezirk des Körperepithels trennt, ist beinahe ganz frei von Kernen und die Epithelzellen selbst entbehren hier der Stäbchen.

Ich wende mich nun zur Darstellung des peripherischen Theiles des motorischen Nervensystems von Gunda segmentata. Ein Blick auf die in Fig. 1—3 Taf. V gegebenen getreuen Abbildungen von drei successiven horizontalen Längsschnitten durch die ventralen Körperpartien genügt, um uns zu orientiren. Die kräftigen Längsstämme durchziehen, indem sie nur wenig aus einander weichen, den Körper. Hinter dem Rüssel beginnen sie sich wieder zu nähern und gehen schließlich unmittelbar hinter dem Uterus im Bogen in einander über. Sie sind in ganz regelmäßigen Abständen durch zarte Quercommissuren verbunden, von denen man allerdings nie alle auf einem einzigen Schnitte zu Gesichte bekommt, und zwar hauptsächlich desshalb nicht, weil in der Gegend des Rüssels der Körper bei der Conservation immer etwas hervorgewölbt wird. Auf vollständigen Schnittserien kann man indess ihre Existenz und regelmäßige Anordnung vom Gehirn bis zur hinteren Commissur mit vollkommener Sicherheit constatiren.

Diese Commissuren, deren Zahl und Anordnung auffallend constant ist (ich zählte meist 24 oder 25) und nur in der Gegend der Genitalöffnung etwas alterirt wird, verlaufen quer von einem Längsstamme zum anderen, ohne von anderen Nerven gekreuzt zu werden, ohne sich zu verästeln oder mit den nächstvorhergehenden und nächstfolgenden durch Anastomosen verbunden zu sein. Genau an der Stelle, wo in den Längsstämmen die Quercommissuren entspringen, gehen von denselben nach außen Seitenäste ab, die als directe äußere Fortsetzung der Quercommissuren auftreten. Ihre Zahl und Anordnung ist eben so constant, wie die der Quercommissuren. Es geht kein Ast nach außen ab, dem nicht eine Quercommissur entspricht, und umgekehrt. Zählt man sie jedoch, so findet man meistens auf jeder Seite zwei mehr, als Quercommissuren vorhanden sind. Den Grund der Differenz entdeckt man bald bei genauerer Prüfung. Von der hinteren Verbindungsstelle der Längsstämme gehen nämlich noch zwei Paar Nerven nach hinten ab, denen keine Quercommissuren entsprechen, offenbar aus dem einfachen Grunde, weil der hintere Verbindungsstrang der Längsstämme selbst diese Quercommissuren mit den Fasern der Seitennerven vereinigt enthält.

Auch die Seitenäste verzweigen sich nicht, noch anastomosiren sie,

sie verlaufen vielmehr in gerader Linie bis an den Körperrand unter die Längsmusculatur. Hier habe ich ein sehr merkwürdiges Verhalten des Nervensystems constatiren können. Ganz ventrale Flächenschnitte bringen den Eindruck hervor, als ob am Rande des Körpers auf der Ventralseite in unmittelbarer Nähe der Stelle, wo die Hautdrüsen ausmünden, ein Nerv vorhanden sei, der immer in derselben Entfernung vom Rand, den ganzen Körper rings umlaufe. Und in der That gelingt es nachzuweisen, dass das, was diesen Eindruck hervorbringt, Nervengewebe ist und dass die Seitennerven der Längsstämme in dasselbe einmünden. Man findet auch auf Querschnitten an ganz der nämlichen Stelle stets einen durchschnittenen Nerven. Trotzdem hat sich mir mit Hinblick auf den bei Landplanarien der Längsmuskelschicht dicht aufliegenden Nervenplexus stets die Vermuthung aufgedrängt, dass dieser Randnerv nicht ein besonderer Nerv sei, sondern vielmehr der Durchschnitt eines ähnlichen Plexus, wie er sich dort findet und der ja auch dort auf Flächenschnitten mehr oder weniger den Eindruck eines Randnerven macht und machen muss. Ich habe aber bei Gunda an keiner anderen Stelle mit irgend welcher Sicherheit die Existenz eines solchen Plexus nachweisen können.

Die Anordnung der Quercommissuren und der ihnen entsprechenden Seitennerven ist nicht nur an und für sich regelmäßig, sondern sie entspricht vollkommen der in allen übrigen Organen deutlich ausgesprochenen Segmentirung des Körpers. Auf Figur 3 Taf. V hat der Schnitt links schon die untersten Theile der Septen und der dazwischen liegenden Darmdivertikel getroffen. Ein vergleichender Blick auf die vorhergehenden Schnitte und den rechten Theil der Figur 3 zeigt die Übereinstimmung der Lage und Anordnung der Septen und Darmdivertikel mit der Lage und Anordnung der Quercommissuren und Seitenäste. In der That, misst man die Abstände zwischen den Septen einerseits und die Abstände zwischen den Quercommissuren andererseits auf den höher und tiefer geführten Schnitten einer Serie von horizontalen Längsschnitten eines und desselben Thieres, so erkennt man sofort ihre völlige Gleichheit. Vergleicht man ferner die Zahl der äußeren Seitennerven, die vom Gehirn bis zur hinteren Commissur der Längsnerven von letzteren abgehen, mit der Zahl der Septen, oder der Darmdivertikel, oder der Hoden + Eierstock, oder der Dotterstöcke, so überzeugt man sich ebenfalls von der völligen Übereinstimmung, die überall herrscht. Daraus geht mit Sicherheit hervor, dass auf jedes Segment, das man im Körper der Gunda segmentata erkennen kann, eine Quercommissur der Längsstämme und je ein seitlich von letzteren abgehender Ast zu

liegen kommt. Auf senkrechten Längsschnitten, welche die Segmentation der Gunda eben so schön veranschaulichen, als horizontale, kommt man auch über die Lage der Quercommissuren und Seitenäste in jedem einzelnen Segment ins Klare. Ihre kleinen und auf solchen Schnitten leicht zu übersehenden Durchschnitte finden sich meist eine Spur vor dem Durchschnitte der betreffenden Darmäste, jedoch immer hinter dem vor dem Darmast gelegenen Hoden, so dass man wol behaupten kann, dass sie mit den Darmästen die Lage theilen.

Bei der Darstellung des peripherischen Nervensystems dürfen wir die die Muskeln des Rüssels innervirenden Nerven nicht vergessen. Auf Querschnitten dieses Organs trifft man dicht innerhalb der Schicht von Ausführgängen der Speicheldrüsen stets zahlreiche Durchschnitte von Nerven, die unter sich durch Anastomosen verbunden sind. sonders deutlich schienen mir immer zwei seitliche hervorzutreten. Im hinteren Theile des Rüssels sind die innerhalb der Drüsenausführgänge liegenden Nervenästehen durch eine auffallend kräftig entwickelte, ringförmige Commissur verbunden. - Es ist nicht leicht, die Art und Weise zu constatiren, in der das Nervensystem des Rüssels mit demjenigen des übrigen Körpers zusammenhängt. Wenige Segmente vor der Ansatzstelle dieses Organs zweigt sich von jedem der Längsnerven nach innen ein Nerv ab, der nach hinten verläuft und der zweifellos die Verbindung mit dem Rüsselnervensystem herstellt. Es ist mir indessen nicht gelungen, den sicheren Beweis dafür zu erhalten.

Über ein besonderes, die dorsale Musculatur innervirendes Nervensystem habe ich keine Beobachtungen. Von den Ventralstämmen aus habe ich keine Nerven durch die Septa hinaufsteigen sehen. Bloß vom motorischen Theil des Centralnervensystems aus sehe ich auf einigen Präparaten feine Nerven dorsalwärts aufsteigen. Ich habe sie indessen nicht weiter verfolgen können.

Über den feineren Bau der motorischen Nerven kann ich mich kurz fassen. Die Längsnerven sind von Muskelfasern beinahe nur in der Gegend durchsetzt, wo sich von ihnen die Rüsselnerven abzuzweigen beginnen. Das Auftreten von die Längsstämme durchsetzenden dorsoventralen Muskelfasern deutet eben auch hier, wie bei so vielen anderen Plathelminthen, auf die nachfolgende Abzweigung eines Seitenastes hin.

Ganglienzellen kommen in den Längsstämmen in verhältnismäßig geringer Anzahl vor. Ich kann auch nicht behaupten, dass sie an den Abgangsstellen der Commissuren besonders reichlich vorhanden seien oder dass hier Verdickungen oder Anschwellungen vorkommen.

Die Seitennerven liegen dicht über der ventralen Längsmusculatur. Die Commissuren verbinden dieselben nicht in ihrer ganzen Höhe, sondern nur an der Ventralseite, so dass sie als äußerst zarte Fäden sich der Ventralmusculatur anschmiegen.

Mit dem Nervensystem der Tricladen schließe ich den speciellen Theil der »Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie des Nervensystems der Plathelminthen« ab. Die Rhabdocoelen und Nemertinen habe ich nicht in den Bereich meiner Forschungen gezogen. Für die eine wie für die andere Ordnung muss ich auf die unmittelbar bevorstehenden, oder schon abgeschlossenen Publicationen berufenster Naturforscher verweisen.

## Erklärung der Abbildungen.

Für alle Figuren gültige Buchstabenbezeichnungen.

tn

Tastnerven,

vln vordere Längsnerven,

vmpl ventraler Plexus des mesenchy-

matösen Nervensystems.

a Augen, ag änßere Geschlechtsöffnung, ame seitliche Anschwellungen der motorischen Quercommissur des Gehirns, seitliche Ansehwellungen der sensiblen Quercommissur des Gehirns, äußere Seitenäste der Längsstämme, dd Darmdivertikel, dmpl dorsaler Plexus des mesenehymatösen Nervensystems, dst Dotterstöcke, dem dorsoventrale Muskelfasern, e Körperepithel, g Gehirn, gm motorischer Theil des Gehirns, gs sensorieller Theil des Gehirns, gz Ganglienzellen, h Hoden, hel hinterer Übergang der Längsstämme. hd Hautdrüsen, hln hintere Längsnerven, k Krystallkörper des Auges,

lgm Längsmuskeln,

ln Längsnerven, Mesenchym, motorische Quercommissur des me md medianer, vorderer Darmast, mkMuskelkerne (?), msc motorisch sensorielle Commissur des Gehirns, no nervus opticus, Pigmentbecher des Auges, pbqcm Quercommissuren zwischen den Längsstämmen, r Rüssel, rh Rüsselhöhle, rn Randnerv, rtRetina, Septen, Stäbchenbildungszellen, sbzsensorielle Quercommissur des Gehirns, si Substanzinseln, spd Speicheldrüsen,

#### Tafel V.

Mit Ausnahme der Fig. 6 Taf. VI sind bei sämmtlichen Zeichnungen dieser und der folgenden Tafel die Umrisse mit Hilfe des Zeichenprisma aufgenommen.

- Fig. 1, 2, 3. Auf einander folgende horizontale Längsschnitte durch die Bauchseite von Gunda segmentata, eine Spur schief geführt. Fig. 1 ventralster Schnitt z. Th. noch durch das ventrale Körperepithel gehend. Auf Fig. 3 tretenlinks schon die Septen und Darmdivertikel auf. Übersichtsbilder über das Gesammtnervensystem von Gunda segmentata. Schwache Vergrößerung (Zeiss  $\frac{A}{2}$  Oc. 3).
- Fig. 4, 5, 6. Fortsetzung der nämlichen Schnittserie, nur die Gegend des Gehirns ist dargestellt. Dieselbe Vergrößerung.
- Fig. 7 u. 8. Zwei auf einander folgende horizontale Längsschnitte durch die mittlere und hintere Körpergegend von Planaria torva. Übersichtsbilder der Längsstämme, ihrer Commissuren und Seitenäste. Der auf Fig. 8 abgebildete Schnitt ist der mehr ventrale. Schwache Vergrößerung (Zeiss a Oc. 3).
- Fig. 9. Horizontaler Längsschnitt durch das Gehirn einer sehr jungen Planaria torva. 40malige Vergr.
- Fig. 10 u. 11. Horizontale ventrale Längsschnitte durch das vordere Körperende eines Rhynchodemus von den Viti-Inseln. Zur Veranschaulichung des Verhaltens des Gehirns und der Längsstämme mit ihren Commissuren und Seitennerven. Fig. 10 repräsentirt unter sehr schwacher Vergrößerung einen höher, Fig. 11 unter etwas stärkerer Vergrößerung (Zeiss  $\frac{A}{2}$  Oc. 1) einen etwas tiefer geführten Schnitt.
- Fig. 12, 13 und 14. Nicht ganz horizontale Längsschnitte durch das Vorderende einer ausgebildeten Planaria torva zur Demonstration des Gehirns. Der auf Fig. 14 abgebildete Schnitt ist der am meisten ventral geführte. 40malige Vergrößerung.

#### Tafel VI.

- Fig. 1. Stück eines etwas schief von hinten und unten nach vorn und oben geführten horizontalen Längsschnittes durch die innere Längsmuskellage der Bauchseite von Rhynchodemus. Zur Demonstration des mesenchymatösen Plexus des Nervensystems. 55malige Vergr.
- Fig. 2. Theil eines verticalen Längsschnittes durch Rhynchodemus aus der Gegend eines Längsnerven zur Demonstration der Innervirung des ventralen und dorsalen mesenehymatösen Nervenplexus. 40malige Vergr.
- Fig. 3. Theil eines horizontalen Längsschnittes durch einen Seitennerven von Planaria torva in der Gegend der Ovarien. 175malige Vergr.
- Fig. 4. Theil eines horizontalen Längsschnittes durch einen Seitennerven von Gunda segmentata. 110malige Vergr.
- Fig. 5. Etwas schief von oben und außen nach unten und innen geführter verticaler Längsschnitt durch das Auge von Rhynchodemus. 55malige Vergr.
- Fig. 6. Schematische Darstellung des Gehirns von Gunda segmentata. Die schattirten Theile liegen mehr ventral, die hell gelassenen mehr dorsal. Die scharfe Grenze zwischen der motorischen und sensoriellen Commissur existirt im Thiere selbst nicht. Sie soll die Stelle andeuten, an der bei

- einer Verlegung des Mundes an das vorderste Körperende der Darm das Gehirn durchbrechen würde.
- Fig. 7, 8, 9, 10, 11. Ausgewählte Schnitte aus einer Serie von Querschnitten durch das Gehirn von Gunda segmentata, welche von vorn nach hinten ausgeführt wurden. Zum Verständnis benutze man die Buchstabenerklärung. 175malige Vergr.
- Fig. 12. Verticaler Längsschnitt durch das Gehirn von Gunda segmentata. Der Schnitt ist nicht median, sondern etwas schief von hinten und innen nach vorn und außen geführt, so dass er eine der zwei Substanzinseln und je eine der seitlichen zwei Anschwellungen der sensoriellen und der motorischen Gehirncommissur durchschneidet. Vergr. 320.

## V. Vergleichende Anatomie des Nervensystems der Plathelminthen.

In meiner Abhandlung über Gunda segmentata habe ich die Gründe zusammengestellt, die mich veranlassen, unter allen Plathelminthen die digonoporen, marinen, dendrocoelen Turbellarien oder die Polycladen, wie ich sie kurz nenne, für die ursprünglichsten Formen zu halten. In ihnen erkenne ich mit Kowalevsky den Übergang von den radiär gebauten Coelenteraten zu den Bilaterien. Die Polycladen sind kriechende Coelenteraten, die Vieles mit den Ctenophoren, Einiges auch mit den Medusen gemein haben. Zum ersten Male stieg eine solche Vermuthung in mir auf, als ich im März 1878 bei Planocera Graffii jene eigenthümliche, beinahe strahlenförmige Anordnung des Centralnervensystems constatirte, die ich nachher bei allen anderen Polycladen wiederfand, und die ich im ersten Theile dieser Untersuchungen eingehend beschrieben habe. Damals war es noch nicht möglich, zwischen dem Nervensystem der Polycladen und demjenigen der Coelenteraten Vergleichspunkte aufzufinden. Seitdem aber, hauptsächlich in Folge der Untersuchungen der beiden Brüder Hertwig, das Dunkel, welches über dem Nervensystem der Coelenteraten lag, sich mehr und mehr lichtete, ist eine Vergleichung, wie ich glaube, möglich geworden. Wir dürfen indessen dazu nur diejenigen Coelenteraten heranziehen, bei denen die histologische und anatomische Differenzirung der Keimblätter im Allgemeinen derjenigen der Polycladen entspricht. Solche Formen sind nun bloß die Ctenophoren. Nur in dieser Classe der Coelenteraten entsteht zwischen äußerem und innerem Keimblatt eine dritte Schicht, die den beiden anderen gleich, sich ganz ähnlich wie bei den Plathelminthen, an der Erzeugung verschiedener Gewebe betheiligt. Wie bei den Plattwürmern, so gehen in der That auch bei den Ctenophoren aus dem Mesenchym Muskel-, Nerven- und Bindegewebe hervor. — Nach den Beobachtungen Hertwig's, mit deren Deutung allerdings Chun in auffallendem Widerspruch sich befindet, besteht das Nervensystem der Ctenophoren erstens aus einem im Mesenchym diffus verbreiteten Nervenplexus, zweitens aus einem ectodermalen Plexus mit acht Faserzügen unter den Meridionalstreifen und drittens aus einem ectodermalen Sinneskörper mit sogenannten Polplatten, dessen Zusammenhang mit dem übrigen Nervensystem nicht nachgewiesen werden konnte.

Im Nervensystem der Polycladen unterscheiden wir erstens einen mit der mesenchymatösen Musculatur innig zusammenhängenden Nervenplexus, der höchst wahrscheinlich im Anschluss an die Musculatur selbst aus Zellen des Mesenchyms entsteht; zweitens erkennen wir ein System von kräftigen, ebenfalls im Mesenchym liegenden Nervenstämmen, die selbst wieder durch Commissuren und Anastomosen verbunden und so angeordnet sind, dass sie alle von einem einzigen Punkte beinahe strahlenförmig ausgehen. Unter ihnen treten acht besonders deutlich hervor 1. Alle diese Stämme vereinigen sich im Mesenchym in einem Centralorgan (Gehirn) und sind mit diesem zusammen ectodermalen Ursprungs<sup>2</sup>. Ein dritter Theil des Nervensystems der Polycladen endlich wird gebildet durch die Sinnesorgane (Augen) und die histologisch differenten Sinnesnerven, die, obschon sie im ausgebildeten Thiere ebenfalls im Mesenchym liegen und obschon es weder mir noch einem anderen Forscher bisher geglückt ist, ihren Ursprung zu ermitteln, doch, wie a priori wahrscheinlich ist, vom Ectoderm abstammen.

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup> Die zweithintersten Nerven, die jederseits vom Gehirn der Polycladen abgehen, haben mit den hintersten, den kräftigen Längsstämmen, eine gemeinsame Wurzel im Gehirn, können also als die ersten Seitenzweige dieser letzteren angesehen werden.

<sup>&</sup>lt;sup>2</sup> Den Beweis dafür werde ich in meiner Monographie der Polycladen erbringen. Hier nur so viel: Im Embryo entstehen durch Wucherung aus dem Ectoderm zu beiden Seiten des auf einem gewissen Stadium durch eine kleine Lücke im Ectoderm mit der Außenwelt in offener Verbindung stehenden, medianen Darmastes zwei Zellgruppen, welche nach hinten auswachsend, sich secundär unter diesem Darmaste zum Gehirn vereinigen. Die Nervenstämme entstehen ursprünglich als Auszackungen des Gehirns und treten dann selbst wieder peripherisch von Neuem durch Commissuren mit einander in Verbindung, indem sie zugleich sich reichlich verästeln. Ihre Communication mit dem wahrscheinlich im Anschluss an die Musculatur aus dem Mesenchym hervorgehenden mesenchymatösen Plexus wird also erst eine secundäre sein.

Es wiederholen sich also bei den Polycladen dieselben Theile des Nervensystems, wie bei den Ctenophoren und zwar, was für einen Theil derselben sicher, für die übrigen Theile wahrscheinlich ist, mit derselben Beziehung zu den Keimblättern. Die Unterschiede beruhen in erster Linie auf dem Auftreten einer Centralisation im Gesammtnervensystem der Polycladen. Während bei den Ctenophoren alle drei Theile beinahe unabhängig neben einander zu existiren scheinen, treten sie bei den Polycladen mit einander in Zusammenhang. Es verbindet sich der mesenchymatöse Plexus mit dem ectodermalen, es differenziren sich aus dem ectodermalen Nervenplexus größere Stämme heraus, welche sich in einem Centralorgane vereinigen, das seinerseits wieder mit den Sinnesorganen vermittelst besonderer Sinnesnerven in Beziehung tritt. Die specielle Anordnung des Nervensystems der Polycladen lässt sich wol unschwer aus der Umwandlung der Organisation erklären, welche ihre etenophorenähnlichen Vorfahren in Folge der Anpassung ans Kriechen durchzumachen hatten.

Von den Polycladen ausgehend habe ich das Nervensystem nach zwei verschiedenen Richtungen hin verfolgt. Indem ich typische Formen herausgriff, habe ich einerseits die interessanten Modificationen erläutert, welche die fortschreitende, durch die parasitische Lebensweise bedingte Degeneration im Nervensystem der Plathelminthen nach sich zieht. Andererseits habe ich das Nervensystem auch in jene Gruppen hinein verfolgt, welche das freie Leben beibehaltend, immer mehr die Anklänge an die Organisation der Coelenteraten verlieren, den höheren gegliederten Bilaterien sich hingegen in ihrem Baue immer mehr nähern.

Bei der Zusammenstellung der gewonnenen Untersuchungsresultate fassen wir am besten jeden der drei Theile, in die wir das Nervensystem eintheilen konnten, gesondert ins Auge.

1. Das Centralnervensystem besteht aus dem Gehirn und den von ihm ausstrahlenden Nervenstämmen und ihren Commissuren, so weit sie vom Ektoderm abstammen. Das Gehirn ist anatomisch und histologisch nichts weiter, als die räumliche Vereinigung der Hauptstämme des Centralnervensystems mit einander und mit den Sinnesnerven durch Commissuren. Der Grad der Complication, den es erreicht, entspricht in der That überall genau dem Verhalten der Nervenstämme. Wir dürfen uns nicht wundern, wenn wir bei den Polycladen, der ursprünglichsten Ordnung der Plathelminthen, das complicirteste Gehirn antreffen. Denn in dieser Abtheilung trifft man im Körper, wie sehon hervorgehoben, eine ganze Anzahl von kräftigen Nerven an,

welche strahlenförmig vom Gehirn ausgehen. Die Stelle, wo alle diese Nerven durch Commissuren mit einander vereinigt sind, das Gehirn, muss nothwendigerweise einen viel complicirteren Bau besitzen, als das Gehirn derjenigen Formen, bei denen das Centralnervensystem nur aus wenigen Nervenstämmen besteht. Dass das Gehirn bei den Polycladen von einer häutigen Kapsel eingeschlossen ist, dürfte wol von keiner sehr großen Bedeutung sein. Streng genommen ist diese Darstellung nicht einmal richtig, denn unmittelbar außerhalb der Kapsel, dieser dicht anliegend, finden sich auch noch Commissuren zwischen den ins Gehirn eintretenden Nerven, und es ist kein Grund vorhanden, diese Commissuren nicht auch mit zum Gehirn zu rechnen. In diesem Falle gewinnt aber die durch den Austritt der Nerven vielfach durchbrochene Hülle der inneren Theile des Gehirns die Bedeutung eines Complexes von Substanzinseln, wie sie bei anderen Plathelminthen in den Lücken zwischen den Faserzügen des Gehirns vorkommen. Von diesem Standpunkt ausgehend, könnte man dann auch die, genauer betrachtet falsche Ausdrucksweise anwenden, dass das Gehirn von dem umliegenden Körperparenchym nicht deutlich zu unterscheiden sei. Dies ist doch nur mit Bezug auf die Unzulänglichkeit technischer Hilfsmittel richtig. Die den Fasermassen des Gehirns anliegenden Zellen sind doch gewiss entweder Ganglienzellen oder fremdartige; Beides zusammen können sie sicherlich nicht sein. In der Gruppe der Tricladen, wo man ganz besonders von einem nicht scharf gesonderten Gehirn sprach, gelang es mir bei Gunda mit völliger Sicherheit nachzuweisen, dass ein umgrenzter, den Fasermassen außen anliegender Zellenbeleg von wirklichen Ganglienzellen gebildet wird, die sich von den außerhalb liegenden fremden Elementen ganz genau unterscheiden lassen. Würde man sich darauf capriciren, so würde man, dessen bin ich sicher, das nämliche Verhalten auch bei Süßwasser- und Landtricladen constatiren können.

Unter den Trematoden schließt sich, wie die Organisation und Lebensweise erwarten lässt, Tristomum im Bau des Gehirns am meisten an die Polycladen an. Da hier die Längsnerven unter allen Nervenstämmen in Folge der Verschiebung des Gehirns an das vorderste Körperende weitaus am kräftigsten entwickelt sind, so besteht dem entsprechend auch das Centralorgan der Hauptmasse nach aus der, die beiden Längsstämme verbindenden Faserbrücke, der gegenüber die Commissuren zwischen den übrigen austretenden Nerven sehr zurücktreten. Während bei den Polycladen die Commissuren, welche die Sinnesnerven mit einander und mit den übrigen Nerven verbinden,

in der vorderen und oberen Gehirngegend einen histologisch und anatomisch hervorragenden Theil des Centralorgans bilden, reduciren sich diese Elemente bei Tristomum (wo nur noch vier Augen, und zwar im Gehirn selbst liegend, vorkommen) derart, dass sie sich von den übrigen Theilen des Gehirns nicht mehr unterscheiden lassen.

Die Vereinfachung im Baue des Gehirns setzt sich bei den übrigen untersuchten Trematoden nach Maßgabe der fortschreitenden Degeneration weiter fort. Bei Pleurocotyle und Distomum nigroflavum erscheint das Gehirn als unansehnliche Quercommissur zwischen den schwach entwickelten Längsstämmen. Bei Distomum hepaticum sind Seitennerven und Gehirncommissur etwas stärker entwickelt. Ganz eben so wie die erstern verhält sich das Gehirn bei Amphilina und denjenigen Cestoden i, deren Scolex nur unansehnliche Muskelapparate besitzt. Hier ist das Gehirn so schwach entwickelt, dass sein Nachweis mit den größten Schwierigkeiten verknüpft ist. Bei denjenigen Cestoden hingegen, deren Scolex, wie bei den Tetrarhynchen 2, complicirte und kräftige Muskelapparate be-

¹ Moniez hat in seiner großen und schätzenswerthen "Monographie des Cysticerques" den Versuch gemacht, den Bandwurmkörper gerade umgekehrt, als wie es bisher geschehen, zu orientiren. Nach ihm ist der Scolex das hintere Köperende und weiter nichts als ein Haftapparat; das älteste Glied hingegen das vordere Körperende. Das Nervensystem im Scolex ist im Anschluss an die musculösen Haftapparate entstanden. Durch diese Orientirung glaubt Moniez die Gliederung und Sprossung der Cestoden mit der Segmentation und Sprossung der Annulaten in Einklang bringen zu können.

Ich kann diesen Versuch durchaus nicht für glücklich halten. Das Gehirn der Cestoden hat entschieden nicht den Bau der bei den Plathelminthen im Anschluss an die Musculatur neu entstandenen Ganglien, sondern stimmt vielmehr mit dem Gehirn der anderen Plattwürmer im Wesentlichen überein. Kahane und ich selbst haben ferner im Scolex gewisser Cestoden unzweifelhafte Reste von Organen nachgewiesen, die bei den übrigen Plattwürmern stets zu dem Anfangstheil des Darmcanals in Beziehung stehen. Auch die Lage der contractilen Blase des Wassergefäßsystems spricht gegen die Moniez'sche Auffassung. Entscheidend aber ist nach meiner Ansicht die Thatsache, dass jedes einzelne Bandwurmglied anatomisch dem ganzen Körper der übrigen Plathelminthen, also auch der ganzen gegliederten Gunda segmentata nach Abzug des vordersten Körpertheiles entspricht, der das Gehirn, aber keine Geschlechtsorgane enthält. Dieser vorderste Körpertheil wird in der Bandwurmstrobila durch den sich nicht wiederholenden Scolex repräsentirt.

<sup>&</sup>lt;sup>2</sup> Unmittelbar vor dem Erscheinen meiner Abhandlung über das Nervensystem der Cestoden publicirte Pintner eine vortreffliche Arbeit: »Untersuchungen über den Bau des Bandwurmkörpers«, worin er genaue Beobachtungen über das Nervensystem von Tetrarhynchen mittheilt. Ich freue mich, dass ich, was die Thatsachen anbetrifft, zu wesentlich denselben Resultaten, wie Pintner gelangt bin, der sich

herbergt, an die zum Theil besondere, direct aus dem Centralorgan entspringende Nerven herantreten, tritt von Neuem eine größere, der verwickelteren Anordnung der Nervenstämme entsprechende Complication ein, die sich hauptsächlich in der Ausbildung dorsaler und ventraler, einander congruenter Quercommissuren und in dem Auftreten paariger dorsoventraler Commissuren kundgiebt. Für die Einzelheiten verweise ich auf die detaillirte Beschreibung, die Pintner und ich selbst gegeben haben. — Was den sensoriellen Theil des Gehirns anbetrifft, so ist es von Tristomum ab in der ganzen Reihe der Trematoden und Cestoden mir und Anderen unmöglich gewesen, irgend eine Spur davon aufzufinden.

Auch in der anderen Reihe der von mir auf das Nervensystem untersuchten Plathelminthen, bei den Tricladen, erleidet der ursprüngliche Zustand des Gehirns bedeutende Veränderungen. Diese werden auch hier hauptsächlich durch den Umstand bedingt, dass von allen den Nervenstämmen, welche bei den Polycladen vom Gehirn nach allen Richtungen ausstrahlen, in Folge der Umwandlung der Körperform in eine mehr oder weniger schmale, mehr oder weniger langgestreckte und in Folge der Lage des Gehirns, welches sich stets am vorderen Körperende befindet, nur die Längsstämme kräftig entwickelt sind. Ein ähnliches Verhalten haben wir ja schon bei denjenigen Polycladen constatiren können, wo, wie bei Proceros, Thysanozoon und Verwandten das Gehirn weit nach vorn gerückt ist.

Bei den Süßwassertricladen ist das Gehirn im Vergleich zu den Längsstämmen wenig entwickelt. Nur undeutlich lässt sich in ihm ein vorderer und oberer sensorieller Theil von einem hinteren und unteren motorischen unterscheiden. Mehr noch tritt das Gehirn bei einzelnen Landtricladen zurück. Bei Arten der Gattung Rhynchodemus ist es sogar (Moseley, Lang) unmöglich, eine bestimmte Commissur der kräftigen Längsstämme als Gehirncommissur zu bezeichnen. Als Centralorgan kann man hier nur ganz im Allgemeinen diejenige Gegend im vorderen Körperende unmittelbar hinter den Augen bezeichnen, in der die convergirenden, etwas angeschwollenen Längsstämme durch zahlreichere Quercommissuren verbunden sind.

Jedoch vorsichtig der Deutung einiger interessanter, mit dem Nervensystem verbundener Apparate enthält. Ich bin indessen überzeugt, dass auch er zu den von mir vorgetragenen Auffassungen gelangt wäre, wenn ihm dasselbe Vergleichsmaterial zur Verfügung gestanden hätte.

Bei den Meerestrieladen (Gunda segmentata) hingegen erlangt das Gehirn von Neuem eine hohe Entwickelung, aber in ganz anderer Richtung, als bei den Polycladen, denn auch hier wird seine Structur durch relativ wenige in dasselbe eintretende Nervenstämme bestimmt. Es besteht aus einer starken hinteren und unteren » motorischen Quercommissur«, welche die durch die Vereinigung der vorderen und hinteren Längsstämme entstehenden seitlichen Ganglien mit einander verbindet, und einer ebenfalls kräftigen vorderen und oberen, innig mit der ersteren verbundenen »sensoriellen Commissur«, aus deren seitlichen Theilen die Tast- und Augennerven entspringen. Die sensorielle Quercommissur ist mit der motorischen jederseits durch eine » motorisch sensorielle Commissur« verbunden, welche jederseits von den mittleren Theilen des Gehirns durch eine Substanzinsel getrennt ist.

Was die Lage des Gehirns der Plathelminthen anbetrifft, so befindet sich-dasselbe, wie überhaupt alle Theile des Nervensystems, mitten im Mesenchym. Bei den Polycladen und Tricladen trifft man es, mehr der ventralen Körperoberfläche als der dorsalen genähert, stets unterhalb des charakteristischen, nach vorn verlaufenden, medianen Darmastes an. Immer liegt es hier vor der Mundöffnung. Bei den Trematoden wird es durch die Verschiebung der Mundöffnung ans vordere Körperende (bei den Distomiden mehr, bei den Tristomiden weniger auffallend) an die vordere und obere Seite des Pharynx gedrängt. Da wo vor dem Pharynx ein Saugnapf entwickelt ist, kommt es in die sattelförmige Vertiefung zwischen beiden zu liegen. In allen diesen Fällen biegen die seitlichen Partien des Gehirns links und rechts nach unten um, so dass die Stelle, wo die Längsnerven entspringen, immer ventral ist. — Bei den Cestoden liegt das Gehirn im Scolex in der Mitte zwischen Bauch und Rücken.

Peripherischer Theil des Centralnervensystems. Bei den Polyeladen sind die vom Gehirn ausstrahlenden Nerven secundär wieder von Zeit zu Zeit durch anastomosirende Commissuren verbunden. In der Art und Weise, wie diese Commissuren die Nervenstämme mit einander verbinden, ist mit Rücksicht auf den Centralpunkt, das Gehirn, eine concentrische Anordnung um so weniger zu verkennen, als man sich letzterem selbst nähert, so dass z. B. die dem Gehirn zunächst liegenden Commissuren, die auch die Sinnesnerven mit den übrigen verbinden, eine Art Nervenring um das Centralorgan herum bilden. Dieser Nervenring mit den von ihm aus nach dem Gehirn zustrebenden Stämmen ist eine getreue Wiederholung der Anordnung der

Commissuren im Gehirn selbst. Würde er an letzteres selbst herantreten und sich ihm außen innig anlegen, so würden einfach die schon bestehenden Faserzüge des Gehirns durch von außen her sich anlegende, neue, parallel verlaufende Schichten verstärkt und die Structur des Gehirns nicht im geringsten verändert werden. Dadurch wird von Neuem die schon dargelegte Auffassung des Gehirns bestätigt. — Die Hauptstämme des centralen Nervensystems der Polycladen liegen ventral über der Bauchmusculatur; einige kleinere liegen dorsal unter der Rückenmusculatur. Von den ventralen Hauptstämmen treten die zwei nach hinten verlaufenden stets besonders hervor. Sie sind immer die längsten (das Gehirn liegt durchgängig vor der Körpermitte) und kräftigsten. Bei denjenigen Polycladen, bei denen die Tentakeln und ihnen folgend das Gehirn sich am vordersten Körperende befinden, dominiren sie ganz besonders alle übrigen. Aus ihnen entspringen die Nerven, welche die Communication mit dem mesenchymatösen Nervensystem des Rüssels, der Geschlechtsorgane und des Saugnapfes herstellen. Nach außen geben sie zahlreiche Zweige ab, welche, gleich den übrigen Stämmen des Centralnervensystems unter Bildung von Verästelungen, Commissuren und Anastomosen schließlich in den Mesenchymplexus des Nervensystems übergehen. — Das erste Paar der Seitenäste der Längsstämme zweigt sich von letzteren gleich nach deren Ursprung aus dem Gehirn ab, so dass es bei oberflächlicher Betrachtung ein gesondert aus dem Gehirn austretendes Nervenpaar zu sein scheint.

Es mag hier noch ein- für allemal hervorgehoben werden, dass in der Anordnung der Nervenstämme und besonders ihrer Commissuren eine gewisse Übereinstimmung mit der Topographie der übrigen Organe des Körpers, hauptsächlich des Darmcanals nicht nur bei Polycladen, sondern auch bei den übrigen Plathelminthen zu erkennen ist. Diese Beziehung wird offenbar besonders durch zwei Factoren bestimmt.

1) Die Ernährungsverhältnisse, welche durch die Anordnung der Darmäste hervorgerufen werden und 2) räumliche Verhältnisse. Eine bestimmte Körpergestalt zugegeben, so müssen sich die einzelnen Organe in ihrer Lage gegenseitig so beeinflussen, dass jedes Organ dahin zu liegen kommt, wo es ihm, abgesehen von seiner functionellen Leistung, der Raum gestattet.

Unter den Trematoden zeigt Tristomum, im Einklang mit seiner Lebensweise und Organisation, in der Anatomie des peripherischen Theils des Centralnervensystems die größte Übereinstimmung mit den Polycladen. Entsprechend der Lagerung des Gehirns aber treten die vorderen und seitlichen Gehirnnerven gegenüber den kräftig

entwickelten Längsstämmen sehr zurück. Eben so stark, wie die Seitennerven ist hier auch das erste Paar ihrer äußeren ebenfalls nach hinten verlaufenden Äste entwickelt, so dass man sie füglich als äußere Längsstämme bezeichnen kann. — Im hinteren Körpertheile werden die äußeren und inneren Längsstämme durch die Entwickelung eines großen Bauchsaugnapfes in einer Weise beeinflusst, die bei den Plathelminthen unter gleichen Bedingungen stets wiederzukehren scheint. Die Längsstämme convergiren nämlich gegen die Ansatzstelle des Saugnapfes zu und treten alle vier vereinigt durch seinen Stiel in ihn hinein, um die Verbindung mit dem Mesenchymplexus des Saugnapfes herzustellen. Man kann sich dies so erklären, dass ein großer Theil des ursprünglichen Verbreitungsbezirkes der Längsstämme zur Bildung des ventralen Saugnapfes aufgebraucht worden ist, so dass sie nunmehr durch seinen dünnen Stiel in ihn hineinzutreten genöthigt sind. In der That, im Verbindungsstücke des Saugnapfes ist jeder der vier Nerven noch zu unterscheiden und nachher ist auch jedem derselben im scheibenförmigen Saugnapf sein eigener Verbreitungsbezirk angewiesen.

Das Commissurensystem der Nervenstämme ist bei Tristomum entsprechend der Reduction der vorderen Nerven im vorderen Körpertheil sehr verkümmert und beschränkt sich auf eine einzige das Gehirn umlaufende Ringcommissur. Um so stärker ist dasselbe hingegen im mittleren und hinteren Körpertheil, im Bereich der kräftigen Längsstämme entwickelt. Alle vier Längsstämme sind in regelmäßigen Abständen durch Quercommissuren verbunden, deren Abgangsstellen einander meist entsprechen. Die von den äußeren Stämmen abgehenden, als äußere Fortsetzung der Quercommissuren erscheinenden Seitenäste zeigen auch hier in ihrer Verzweigung viele Übereinstimmung mit der Verästelung der Darmdivertikel.

Bei Pleurocotyle und Distomum sind von all den ursprünglichen Nervenstämmen der Polycladen beinahe nur noch die beiden Längsnerven übrig geblieben. Zarte, vom Gehirn nach vorn und nach den Seiten abgehende Nerven sind die einzigen Überbleibsel der übrigen Nervenstämme. Bei Pleurocotyle begegnen wir der interessanten Thatsache, dass im Hinterende des Körpers der Längsnerv derjenigen Seite, welche die asymmetrisch angeordneten Saugnäpfe trägt, bedeutend stärker als der andere entwickelt ist.

Das Commissurensystem scheint spurlos verschwunden zu sein.

An die Distomiden schließt sich Amphilina und die übrigen Cestoden an. Bei Amphilina gehen die Längsstämme hinten in einander über. Die Taenien besitzen außer den Längsnerven noch solche, welche vom Gehirn zu den Saugnäpfen verlaufen. Neben diesen existiren bei den Tetrarhynchen noch besondere paarige Nerven, welche entweder im Gehirn oder aus den Längsstämmen entspringend, an die muskulösen Rüsselkolben herantreten, indem sich jeder von ihnen zu dem Behufe in zwei Äste spaltet. Commissuren sind bis jetzt auch bei Cestoden nicht aufgefunden worden.

In der anderen Entwicklungsrichtung, die uns von den Polycladen zu den Tricladen führt, gewinnt das Centralnervensystem schließlich einen Bau, der auffallend an höhere gegliederte Thiere erinnert. In Folge der Reduction der seitlichen Körpertheile der flachen und breiten Polycladen und der dadurch in der Organisation des Darmes und der Geschlechtswerkzeuge herbeigeführten Vereinfachung, treten auch bei den Tricladen die vorderen und seitlichen Nervenstämme gegenüber den Längsstämmen vollständig in den Hintergrund. Diese aber erlangen eine Ausbildung, wie sie im Stamme der Würmer nur die Bauchganglienkette der Annulaten besitzt. In vielen Fällen ist sogar das Gehirn im Vergleich zu den Längsstämmen sehr unansehnlich.

Am meisten schließen sich im Verhalten des Nervensystems, wie übrigens auch im Bau der anderen Organsysteme, die Süßwasser-Tricladen an die Polycladen an. Zwar sind auch hier die beiden ventralen Längsstämme ganz vorherrschend entwickelt, zwar beschränkt sich auch hier in Folge dessen das Commissurensystem auf diese Längsstämme; im speciellen Verhalten der Commissuren aber und besonders der von den Seitennerven nach außen abgehenden Äste ist eine gewisse Übereinstimmung mit den Polycladen nicht zu verkennen. In der That, entsprechend dem verästelten Baue des Darmcanals und der Geschlechtsorgane, den unter allen Tricladen die Süßwasserformen noch am meisten beibehalten haben, sind auch die Quercommissuren und die äußeren Nervenäste noch nicht so ganz einfach angeordnet: die Seitenzweige der Längsstämme verästeln sich und anastomosiren zuweilen und auch in den Quercommissuren kommen Verästelungen und Anastomosen nicht selten vor.

Bei den Süßwassertricladen scheinen, wie für Planaria Limuli sicher nachgewiesen ist, die Längsstämme hinten im Bogen in einander überzugehen. —

Hier ist vielleicht der Ort, auf die Bedeutung jener sogenannten Substanzinseln im Gehirn und in den Längsstämmen einzugehen, denen die Brüder Hertwig, auf gerade an Süßwasserplanarien angestellte Untersuchungen sich stützend, eine große Bedeutung beigelegt haben, indem sie dieselben als Stütze ihrer Annahme verwenden, dass

das Centralnervensystem der Plathelminthen mesenchymatösen Ursprungs sei. Diese Stütze fällt durch den directen Nachweis seines ectodermalen Ursprungs von selbst dahin. Aber auch abgesehen davon scheinen mir die Substanzinseln von nebensächlicher Bedeutung zu sein. Wenn wir bedenken, dass das Gehirn eine secundäre Verbindung zweier anfänglich getrennter Anlagen ist, dass ferner im ganzen Centralnervensystem eine ausgesprochene Tendenz zur Bildung von Commissuren und Anastomosen sich kund giebt; dass die Substanzinseln im Gehirn und in den Längsstämmen durchaus nicht unregelmäßig angeordnet sind, sondern der Abzweigung von Nervenästen und Commissuren entsprechen; dass endlich bei sehr jungen Süßwassertricladen sich noch keine Substanzinseln vorfinden - wenn wir alles dies bedenken, so werden wir nothwendigerweise zu der folgenden Auffassung gedrängt. Die Substanzinseln entstehen secundär durch Bildung neuer, den schon vorhandenen parallel sich anlegenden Commissuren zwischen den aus Gehirn und Längsstämmen austretenden Nerven. Sie bleiben aber von den schon vorhandenen Faserzügen durch kleine Zwischenräume des übrigen Körpergewebes, in das sie sich einschieben, getrennt. Diese Zwischenräume sind eben weiter nichts, als Substanzinseln. Der Vorgang kann sich mehrfach wiederholen, so dass eine große Anzahl von Substanzinseln sich bildet, die dann dem Gehirn und den Längsstämmen jenes charakteristische Aussehen verleihen, das ich bei Land- und Süßwassertricladen eingehend geschildert habe. Zur Erläuterung des Vorganges stelle man sich z. B. vor, dass bei Tristomum die außerhalb des Gehirns liegende, die Nervenstämme verbindende Ringcommissur so nahe an das Gehirn selbst heranrücke, dass sie von diesem nur durch geringe Massen anderen Körpergewebes getrennt bleibt. Dann würde sie als zum Gehirn selbst gehörend betrachtet werden können und die kleinen Massen fremden Gewebes würden sich in nichts von denjenigen unterscheiden, die man bei Tricladen als Substanzinseln des Gehirns bezeichnete.

An die Süßwassertricladen schließen sich einerseits die Land-, andererseits die Meerestricladen an. Beide unterscheiden sich von den ersteren hauptsächlich dadurch, dass der verästelte Zustand der seitlichen Darmdivertikel und der Geschlechtsorgane beinahe gänzlich verschwindet. In auffallend regelmäßiger Anordnung wechseln zu beiden Seiten des Körpers die einfachen Darmäste mit den entweder in Einzahl vorhandenen oder in mehr oder weniger einfachen Querreihen angeordneten Geschlechtsdrüsen ab. Dem entspricht der Bau des Centralnervensystems.

Bei den Landtricladen (Rhynchodemus) durchziehen die mächtig entwickelten Längsstämme den ganzen, langgestreckten Körper, ohne hinten in einander überzugehen. In ihrem ganzen Verlaufe sind sie durch einfache, sich nicht verästelnde Commissuren verbunden, denen nach außen abgehende, ebenfalls nicht verzweigte Seitenäste entsprechen. Die Mehrzahl der Commissuren verläuft quer, andere durchkreuzen diese in schräger Richtung, aber in constanter Anordnung, so dass zwischen den Seitennerven ein regelmäßiges Geflecht von Commissuren entsteht, dessen Dichtigkeit der gedrängten Anordnung der auf einander folgenden Darmdivertikel und Hodenreihen entspricht. Im vordersten Körpertheil ist das Geflecht an einer nicht scharf umgrenzten Stelle, wo die Längsnerven etwas anschwellen und convergiren, dichter, ohne seine Structur zu verändern. Diese Stelle repräsentirt das Gehirn. Eine sicherere Stütze der von mir vorgetragenen Auffassung des Gehirns der Plathelminthen konnte nicht gefunden werden. War diese Auffassung richtig, so musste das Gehirn derjenigen Formen, bei denen ausschließlich zwei Längsstämme entwickelt sind, nach Abzug seines sensoriellen Theiles einer oder mehreren Quercommissuren zwischen den Längsstämmen nebst den angrenzenden Theilen dieser Längsstämme selbst entsprechen. Nun ist ja bei Arten der Gattung Rhynchodemus das Gehirn nichts weiter, als ein etwas stärker entwickelter Theil der Längsstämme mit etwas dichter als im übrigen Körper angeordneten Quercommissuren. - Auffallend ist, dass nach Moseley und Kennel bei anderen Landtricladen (Bipalium) keine Quercommissuren zwischen den Längsstämmen vorhanden sind.

Ihren Gipfelpunkt erreicht die regelmäßige Anordnung der peripherischen Theile des Centralnervensystems bei den marinen Tricladen. Gunda segmentata besitzt hinten in einander übergehende Längsnerven, die in vollkommen regelmäßigen Abständen durch unverästelte, einfache, ausschließlich querverlaufende Commissuren verbunden sind und die, wie ich ganz sicher nachgewiesen habe, vollständig der in allen Organen des Körpers, höchst wahrscheinlich auch in den Excretionsorganen ausgesprochenen Segmentation entsprechen. So viele Segmente man im Körper von Gunda segmentata unterscheiden kann, so viele Quercommissuren zwischen den Längsstämmen sind vorhanden; auf jedes Segment kommt eine Quercommissur. An den Stellen, wo von den Seitennerven die Commissuren nach innen abgehen, entspringt jeweilen außen ein Seitenzweig.

Die beiden Entdecker der Quercommissuren zwischen den Längsstämmen der Süßwasser- und Landtricladen, Graff und Kennel, zögerten nicht, dem Nervensystem dieser Thiere den Namen und die Bedeutung eines Strickleiternervensystems beizulegen. KENNEL unterstützt dabei seine Auffassung durch einige zutreffende Erwägungen. Für die Richtigkeit der Ansichten dieser Forscher glaube ich durch eine eingehendere »vergleichende Anatomie des Nervensystems der Plathelminthen«, durch den sicheren Nachweis der vollkommenen Gliederung im Nervensystem von Gunda segmentata und durch die in meiner anderen Abhandlung über dieses interessante Thier niedergelegten Beobachtungen und Reflexionen den Beweis erbracht zu haben. Das Centralnervensystem von Gunda lässt sich in der That bis ins Einzelne mit demjenigen der Hirudineen und Anneliden vergleichen. Im Gehirn dieses Thieres konnten wir zwei Theile unterscheiden: einen vorderen und oberen sensoriellen Theil, einen hinteren und unteren motorischen Theil und eine rechte und linke motorisch-sensorielle Commissur. Der sensorielle Theil (oberes Schlundganglion der gegliederten Würmer) besteht aus zwei durch die »sensorielle Commissur« verbundene Anschwellungen, aus denen ausschließlich Sinnesnerven entspringen. Der motorische Theil (unteres Schlundganglion der gegliederten Würmer) besteht aus zwei durch die »motorische Commissur« verbundenen ventralen Anschwellungen. Die seitlichen Anschwellungen des sensoriellen Theiles sind mit denen des motorischen Theiles durch die »motorisch sensorielle Commissur« (Schlundcommissur der gegliederten Würmer) so verbunden, dass letztere vom Gehirn durch zwei Substanzinseln getrennt ist. Würden sich diese beiden Substanzinseln in der Medianlinie mit einander vereinigen, so würde der motorische Theil des Gehirns mit dem sensiblen nur durch die beiden seitlichen Commissuren verbunden sein.

Von den seitlichen Anschwellungen des motorischen Theiles des Gehirns entspringen zwei nach hinten verlaufende, durch Quercommissuren in jedem Segmente verbundene ventrale Längsstämme (Bauchganglienkette der gegliederten Würmer). Die Quercommissuren in jedem Segment, nebst denjenigen Stellen der Längsnerven, aus welchen sie entspringen und welche auch nach außen Äste abgeben (Bauchganglien der gegliederten Würmer), sind der motorischen Quercommissur des Gehirns mit ihren seitlichen Anschwellungen (unteres Schlundganglion) homolog. Die motorische Gehirncommissur geht bei Gunda, wie bei Land- und Süß-

wassertricladen, wahrscheinlich aus der Vereinigung mehrerer Quercommissuren der Längsstämme hervor. Ganz ähnlich verhält sich das untere Schlundganglion der Hirudineen.

Gegen diese Homologisirung des Centralnervensystems von Gunda mit demjenigen der Hirudineen und Anneliden könnte man zweierlei geltend machen. In erster Linie könnte man einwerfen, dass diejenigen Theile des Centralnervensystems, die ich dem oberen und unteren Schlundganglion und der Schlundcommissur der gegliederten Würmer homolog halte, bei Gunda und den übrigen Tricladen das charakteristische Lagerungsverhältnis zum Schlunde gänzlich vermissen lassen.

Dann könnte man hervorheben, dass bei den Hirudineen, die ich für die nächsten Verwandten der Tricladen halte, nach Analogie mit den Anneliden das obere Schlundganglion einerseits, das untere Schlundganglion mit der Bauchganglienkette andererseits wol mit getrennten Anlagen aus dem Ectoderm entstehen und erst secundär mit einander in Verbindung treten, während es bei den Tricladen möglich wäre, dass der sensorielle und der motorische Theil des Centralnervensystems mit einer gemeinsamen paarigen Anlage aus dem Ectoderm hervorginge. - Was den ersten dieser Einwürfe anbetrifft, so erwiedere ich darauf mit folgenden Erwägungen. Die Mundöffnung der Plathelminthen liegt entwicklungsgeschichtlich und vergleichend-anatomisch dem Sinnespole, wie bei den Ctenophoren, entgegengesetzt, am hinteren Leibesende und erst secundär nähert sie sich mehr oder weniger dem vorderen Körperende, ohne dasselbe weder bei Polycladen, noch bei Tricladen je zu erreichen. Bei der Verschiebung der Mundöffnung innerhalb dieser Ordnungen kann man nun eine wichtige Thatsache constatiren, nämlich die, dass die Commissuren der ventralen Längsstämme dadurch in keiner Weise in ihrer Lage beeinträchtigt werden. Mag die Mundöffnung hinten, in der Mitte oder vor der Mitte der Bauchfläche liegen, immer behalten die Quercommissuren vor und hinter derselben die ventrale Lagerung bei. Da nun die motorische Gehirncommissur (unteres Schlundganglion) den Quercommissuren der Längsstämme (Bauchganglien) homolog ist, so sieht man nicht ein, wesshalb sie, gesetzt den Fall, dass die Mundöffnung das vorderste Körperende erreicht, von den anderen eine Ausnahme machen sollte. Behält sie aber, wie diese anderen, ihre typische ventrale Lagerung bei, so kommt sie unter den Schlund zu liegen. Nicht dieselben Erwägungen gelten für die sensorielle Commissur mit ihren seitlichen Verdickungen (oberes Schlundganglion).

In der That, da dieser Theil des Gehirns ausschließlich Sinnesnerven

in sich aufnimmt, die meisten Sinnesorgane selbst aber stets dorsal liegen, da dieser Theil ferner den Quercommissuren der Längsstämme weder morphologisch noch physiologisch homolog ist, so erscheint als a priori wahrscheinlich, dass er bei einer Verlegung des Mundes an das vorderste Körperende im Anschluss an die Sinnesorgane auf die Rückseite des Schlundes zu liegen kommt. In diesem Falle wird die motorisch-sensorielle Commissur von selbst zur typischen Schlundcommissur. — Wenn im Einklang mit diesen Erwägungen bei Gunda segmentata der Anfangstheil des Darmeanals das Gehirn in der Mitte zwischen den Substanzinseln, an der Grenze der oberen sensoriellen und der unteren motorischen Commissur durchbrechen würde, so würde das Centralnervensystem dieses Thieres in allen Einzelheiten morphologisch und physiologisch mit dem der Hirudineen vollkommen übereinstimmen. —

Was den zweiten Einwurf anbetrifft, so ist er vor der Hand gegenstandslos. Denn weder ist für die Hirudineen die getrennte Anlage des oberen und unteren Schlundganglions nachgewiesen, noch ist bei Polycladen oder Tricladen der Ursprung des sensoriellen Theiles des Gehirns bekannt. A priori ist wahrscheinlich, dass er aus dem Ectoderm stammt, obschon die Sinnesorgane (Augen) schon sehr frühzeitig im Mesenchym liegen (was übrigens auch bei Hirudineen der Fall ist). Nun ist es ja möglich, dass der sensorielle Theil des Centralnervensystems getrennt vom motorischen aus dem Ectoderm sich hervorbildet und dass beide erst secundär mit einander in Verbindung treten. Dafür spricht die deutliche histologische Sonderung der beiden Theile des Gehirns.

Sollte aber wirklich der einheitliche Ursprung beider Theile nachgewiesen werden, so wäre es immer noch denkbar, dass bei den höheren gegliederten Würmern in Folge der auch in der Ontogenie Platz greifenden Verlegung des Mundes ans vorderste Körperende die ursprünglich einheitliche Anlage des gesammten, vom Ectoderm abstammenden Nervensystems in eine doppelte verwandelt wurde.

Es könnte endlich noch ein dritter Einwand ins Feld geführt werden, nämlich der, dass an den Abgangsstellen der Quercommissuren bei Gunda segmentata keine solchen gangliösen Anschwellungen entwickelt seien, wie sie für die höheren gegliederten Würmer fast durchgängig charakteristisch sind. Diesen Einwurf halte ich für so wenig stichhaltig, dass ich mir nicht einmal die Mühe gebe, ihn zu widerlegen. Sollte Jemand nach aufmerksamer Berücksichtigung der in meinen Untersuchungen niedergelegten Thatsachen dennoch daran fest-

halten, dann wäre es mir allerdings unmöglich, ihn vom Gegentheil zu überzeugen.

2. Das mesenchymatöse Nervensystem. So nenne ich denjenigen peripherischen Theil des Nervensystems der Plathelminthen, dessen auffallende und bis ins Détail sich erstreckende Beziehung zur Musculatur mich vermuthen lässt, dass er im Anschluss an letztere selbst aus Zellen des Mesenchyms sich entwickele. Bei den Polycladen besteht es aus einem feinen Netzwerk von Nervensubstanz, das den ventralen und dorsalen Muskelschichten innig anliegt. Die Maschen des Netzwerkes sind meist polygonal. Besonders entwickelt und verfilzt ist es im Saugnapf. Auch bei den Süßwassertrieladen habe ich es stellenweise aufgefunden. Bei den Landtrieladen sind dessen Maschen meist viereckig und in longitudinalen und transversalen Reihen angeordnet, entsprechend dem Verhalten der Muskulatur, die vorwiegend aus Quer- und Längsmuskeln besteht. Zum mesenchymatösen Nervensystem gehört bei Gunda segmentata vermuthlich der am Körperrand auf der Bauchseite verlaufende Randnerv.

Zahlreiche Durchschnitte von Nerven findet man auch im museulösen Rüssel der Tricladen. Sie bilden offenbar auch hier ein Netzwerk, in welchem sich sogar (Planaria torva, Gunda) eine ringförmige Commissur differenzirt.

Unter den Trematoden war ein dem der Polycladen ähnlicher mesenchymatöser Plexus bei Tristomum nachweisbar, wo er besonders schön im großen ventralen Saugnapf entwickelt ist. Von Zeit zu Zeit liegen in demselben ungewöhnlich große Ganglienzellen.

Pleurocotyle beherbergt an der Basis der asymmetrisch gelegenen Saugnäpfe Gruppen von Ganglienzellen, die mit dem Längsnerven der betreffenden Seite durch Fasern in Verbindung stehen und offenbar dem mesenchymatösen Nervensystem angehörende Neubildungen sind. Bei Distomum<sup>1</sup> nigroflavum ferner ließ sich sogar der Nachweis

¹ Sommer hat kürzlich in einer vortrefflichen Arbeit »Die Anatomie des Leberegels Distomum hepaticum L. (Z. f. w. Z. Bd. 34, 1880)«, in der er die Leuckart'sehen Beobachtungen über das Nervensystem dieses Thieres bestätigt und in Bezug auf die thatsächlichen Befunde zu mit den meinigen beinahe identischen Resultaten kommt, einen von mir übersehenen, unpaaren, dem Schlunde unten anliegenden Nervenknoten als unteres Schlundganglion und die Nerven, die dasselbe mit der Gehirncommissur (nach Sommer das obere Schlundganglion) verbinden, und die ich als Pharynxnerven beschrieben habe, als Schlunde om missur beschrieben. Ich brauche wol nicht noch besonders zu erwähnen, dass ich diese Ansicht durchaus nicht theilen kann, da ich die Längsnerven der Plathelminthen für der Bauchganglienkette der höheren gegliederten Würmer homolog halten muss. Bei Distomum entspringen diese Längsstämme

liefern, dass ein an der Basis des Bauchsaugnapfes liegendes, zweifelsohne mesenchymatöses Doppelganglion mehr und größere zellige Elemente enthält, als das Gehirn. Unter den Cestoden zeigen uns die Tetrarhynchen in den merkwürdigen, den Rüsselkolben aufliegenden Ganglienzellen interessante Bildungen des mesenchymatösen Nervensystems.

Ich habe hier nur ganz kurz und beiläufig einige der interessantesten Bildungen des mesenchymatösen Nervensystems erwähnt. Für die Einzelheiten, hauptsächlich die verschiedene Art und Weise der Verbindung desselben mit dem Centralnervensystem muss ich auf die speciellen Theile verweisen. Es sei mir hier nur noch die Bemerkung gestattet, dass ich die letzten Endigungen in den Muskelfasern in keinem Falle habe erkennen können, hingegen die mir immer wahrscheinlicher werdende Vermuthung ausgesprochen habe, dass die den Muskelfasern äußerlich anliegenden Kerne und Zellen nervöser Natur sein dürften.

3. Sinnesorgane und Sinnesnerven. Von speciellen Sinnesorganen habe ich in den von mir untersuchten Ordnungen der Plathelminthen nur Augen nachweisen können. Bei den Polycladen sind sie stets in großer Anzahl und mannigfaltiger Anordnung vorhanden. Unter den Trematoden finden wir sie nur noch bei einzelnen Polystomiden in reducirter Anzahl und mit vereinfachtem Bau, bei den übrigen Familien dieser Ordnung und bei den Cestoden sind sie hingegen entweder vollständig verschwunden oder auf freilebende Jugendformen beschränkt.

In der Ordnung der ein freies Leben führenden Tricladen erhalten sich die Augen. Einzelne Süßwasser- und Landtricladen besitzen deren noch, wie die Polycladen, eine größere Anzahl; bei den meisten Gattungen jedoch ist ihre Zahl auf zwei reducirt. — Bei allen Plathelminthen liegen sie stets im vorderen Körpertheil an der Dorsalseite: in den Tentakeln, dem vorderen Körperrand entlang, über dem Gehirn, ja sogar im Gehirn selbst — stets aber unter den dorsalen Muskelschichten im Mesenchym.

Im Baue der Augen scheint überall eine große Übereinstimmung

aber nicht aus dem unteren Schlundganglion Sommer's, sondern aus den seitlichen Theilen der Gehirncommissur (oberes Schlundganglion Sommer's). Den dem Schlunde von Distomum unten anliegenden Nervenknoten halte ich für eine zum mesenchymatösen Nervensystem im Anschluss an die Muskulatur des Schlundes entstandene Bildung. Für meine Auffassung spricht außer dem histologischen Verhalten auch der Umstand, dass das erwähnte Ganglion unpaar ist.

zu herrschen. Sie bestehen durchweg aus drei Theilen, erstens aus Sehzellen, welche das letzte Ende des Sehnerven sind und in ihrer Lage mit der Linse der Augen anderer Thiere übereinstimmen; zweitens aus einem Pigmentbecher und drittens aus einem von diesem eingeschlossenen Krystallkörper, der mehr oder weniger deutlich aus Stäbehen zusammengesetzt erscheint. Merkwürdig ist die wol durch die Art der Innervation des Auges bedingte Lage desselben. Sehzellen, Krystallkörper und Pigmentbecher liegen nämlich meist nicht senkrecht über einander, sondern mehr oder weniger horizontal neben einander, so dass die Sehzellen, welche vor der diaphragmaartigen Öffnung des Pigmentbechers liegen, nicht nach oben, sondern (mit Ausnahme der Tristomiden) seitwärts und nach außen gerichtet sind. Bei den Tristomiden sind die Öffnungen der Pigmentbecher der zwei Augen jeder Seite einander zugekehrt, so dass das vordere Paar nach hinten, das hintere nach vorn blickt. Außerdem zeichnen sich die Augen dieser Formen noch durch eine bemerkenswerthe Vereinfachung ihres Baues aus. Sie liegen nämlich im Gehirn selbst und ihre Sehzellen sind auf eine einzige reducirt, die sich durch nichts von den Ganglienzellen des Gehirns unterscheidet.

Von der Zahl und Anordnung der Augen hängt natürlich das Verhalten der Sehnerven ab. Wo viele vorhanden sind, verästeln sich die Sehnerven, dabei liegen aber oft mehrere Augen an einem und demselben Zweige des Sehnerven. Bei Thysanozoon konnte ich die Thatsache constatiren, dass Zweige des Sehnerven über dem medianen Darmast sich zu einem kleinen Ganglion vereinigen, von dem aus diejenigen Augen, welche in einem direct über dem Gehirn liegenden Hofe zusammen gruppirt sind, innervirt werden.

Ich kann dieser vereinzelten Thatsache indessen keine besondere morphologische Bedeutung beimessen, halte sie vielmehr für mit der Anordnung der Augen in diesem speciellen Falle in Beziehung stehend.

Außer den Augennerven entspringen aus dem sensoriellen Theile des Gehirns bei Polycladen und Tricladen noch andere, die sich als Sinnesnerven documentiren und zwar durch ihren dichten Beleg von kleinen Ganglienzellen, die mit denen des sensoriellen Theiles des Gehirns selbst identisch sind und auch den Nervi optici nicht fehlen. Dadurch, dass die erwähnten Nerven sich ans vorderste, als Tastorgan fungirende Körperende oder in die Tentakeln begeben und sich an diesen Stellen bis unter das Körperepithel verfolgen lassen, charakterisiren sie sich als Tastnerven. Kennel hat bei Süßwassertricladen Sinnesnerven an differente Stellen der Haut, die er den Wim-

pergruben der Rhabdocoelen und den Seitenspalten der Nemertinen gleichwerthig hält, herantreten sehen. Ich darf hier ferner nicht vergessen, darauf hinzudeuten, dass jene von Moselex bei Bipalium aufgefundenen »ciliated sacs«, an welche Gehirnnerven herantreten, sich bei erneuter Untersuchung als den becherförmigen Organen der höheren Würmer homologe Gebilde herausstellen dürften.

Ich erwähne noch, dass bei den Polycladen zwischen den flimmernden Zellen des Körperepithels hie und da solche vorkommen, welche pinselförmige Büschel von zarten, unbeweglichen Härchen (Tastborsten der Autoren) tragen. Es ist mir bis jetzt nicht gelungen, eine Verbindung dieser Zellen mit Nervenfasern zu beobachten. Ich habe überhaupt im Ectoderm der erwachsenen Plathelminthen nie irgend eine Spur von Nerven oder unzweifelhaften specifischen Sinnesorganen aufzufinden vermocht.

Wenn ich nun schließlich noch einige Bemerkungen über das Nervensystem der Rhabdocoelen und Nemertinen, über das ich keine speciellen Untersuchungen angestellt habe, machen darf, so ist es mir wahrscheinlich, dass das der ersteren Ordnung aus demjenigen von Süßwassertricladen ähnlichen Formen durch Verschwinden der Quercommissuren entstanden ist. Was aber die Nemertinen anbetrifft, so erscheint es mir trotz der neuesten genauen Untersuchungen von KENNEL, GRAFF und hauptsächlich von Hubrecht zur Zeit noch unmöglich, eine umfassende Vergleichung ihres Nervensystems mit dem der anderen Ordnungen der Plathelminthen durchzuführen. Ziemlich sicher scheint nur das zu sein, dass die Längsstämme der Nemertinen denen der übrigen Plattwürmer homolog sind und dass sich in der feineren Structur des Nervensystems niederer Nemertinen nebst wichtigen Verschiedenheiten auch vieles Übereinstimmende erkennen lässt (Hubrecht). Die größte Schwierigkeit, die einem Vergleich entgegensteht, liegt meines Erachtens in dem constanten Vorkommen einer den Rüssel dorsal umgreifenden Gehirncommissur. Diese Schwierigkeit bleibt bestehen, mag man an der Homologie der Bauchfläche der Nemertinen mit derjenigen der übrigen Plathelminthen festhalten, oder mag man mit Semper die Sache umkehren, indem man zugleich den Rüssel der Nemertinen mit dem der Turbellarien homologisirt und den Mund der ersteren in Folge eines Durchbruches des vorderen medianen Darmastes der Polycladen und Tricladen entstehen lässt. Semper'sche Auffassung spricht, beiläufig bemerkt, meine Beobachtung, dass bei den Polycladen auf einem gewissen Entwickelungsstadium der mediane Darmast durch eine flimmernde Lücke im Eetoderm mit der Außenwelt communicirt.) Bei den niedersten Nemertinen (Carinella, Malacobdella) ist nach Hubrecht und Kennel die den Rüssel dorsal umgreifende Commissur sehr schwach entwickelt und die Gehirnganglien sind jederseits noch einfach. Deutet dies nicht vielleicht darauf hin, dass die dorsale Rüsselcommissur (Vagus, Semper) eine erst in der Ordnung der Nemertinen auftretende Neubildung ist?

Mit einem eigenthümlichen Verhalten des peripherischen Nervensystems der Nemertinen hat uns Hubrecht¹ bekannt gemacht. Es bildet nämlich dieser Theil des Nervensystems hier in Form eines Plexus eine den Körper continuirlich umhüllende Schicht, welche entweder außerhalb der Musculatur (immer aber unter dem Ectoderm), oder aber zwischen zwei Muskelschichten liegt. Wol mit Recht hält Hubrecht diesen Nervenplexus als im Anschluss an die Musculatur entstanden. Sollten die Muskelschichten unter der Haut der Nemertinen aus Mesenchymzellen und nicht, wie Hubrecht annimmt, aus dem Ectoderm sich hervorbilden, so würde dieser Nervenplexus mit dem von mir bei Polycladen und Tricladen beschriebenen mesenchymatösen Nervennetze übereinstimmen. In diesem Falle wäre es aber dann zweifelhaft, ob die von Kennel signalisirten dorsalen Quercommissuren zwischen den Längsstämmen der Nemertinen wirklich den Quercommissuren der übrigen Plathelminthen entsprechen.

Neapel, im Juli 1881.

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup> The Peripheral Nervous System in Palaeo- and Schizonemertini, one of the Layers of the Body-Wall. Journ. of micr. Science, vol. XX.)

# Inhaltsverzeichnis

der Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie und Histologie des Nervensystems der Plathelminthen.

Vor	bemerkung Die	ese Zeitschi	ift Bo	l. I	Seite	459
I. Das Nervensystem der marinen Dendrocoelen						
	(Polycladen) mit Tafel XV und XVI			~	-	460
	1. Geschichtliches					460
	2. Anatomie des Nervensystems			-	-	470
	3. Histologie des Nervensystems			-	_	477
	Erklärung der Abbildungen			-	-	487
II.	Über das Nervensystem der Tren	natoden	mit			
	Tafel I—III und 14 Zincographien		. Bd.	II.		
	A. Das Nervensystem der Tristomiden .			-	Seite	28
	B. Über das Nervensystem von Pleurocoty	yle Scombri	-	-	-	44
	C. Das Nervensystem der Distomiden .			-	-	46
	Erklärung der Abbildungen			-	-	50
III.	Das Nervensystem der Cestoden	im Allge	-			
	meinen und dasjenige der Tetrarh					
	Besondern, mit Tafel XV und XVI	und 8 Holz	<u>z</u> -			
	schnitten		. Bd.	II.		
	A. Das Nervensystem der Tetrarhynchen			-	Seite	372
	B. Notiz über das Nervensystem von Amp					
	C. Das Nervensystem der übrigen Cestod	len nach de	n			
	Untersuchungen der neueren Forscher			_	_	396
	D. Über muthmaßliche Rudimente von	Verdauungs	3-			
	organen bei Cestoden			_	_	398
	Erklärung der Abbildungen			-	_	400
IV.	Das Nervensystem der Tricladen m					
	A. Das Nervensystem der Süßwassertricla	den	Bd.	III	. Seite	53
	B. Das Nervensystem der Landtricladen			_	-	59
	C. Das Nervensystem der Meerestricladen			-	-	64
	Erklärung der Abbildungen					74
V.	Vergleichende Anatomie des Nerve	ensystem	S			
	der Plathelminthen			-	-	76
	1. Das Centralnervensystem			-	-	78
	2. Das mesenchymatöse Nervensystem				_	91
	3. Sinnesorgane u. Sinnesnerven					92